

Untersuchungen über das Zugverhalten einer
südwestdeutschen Population der Amsel, **Turdus merula** :

Zur Physiologie und Ökologie des Teilzugs

vorgelegt von

Hubert G. Schwabl

aus Bad Reichenhall

1981

Untersuchungen über das Zugverhalten einer
südwestdeutschen Population der Amsel, Turdus merula:
Zur Physiologie und Ökologie des Teilzugs

Dissertation
der Fakultät für Biologie
der Ludwig-Maximilians-Universität München



vorgelegt von
Hubert G. Schwabl
aus Bad Reichenhall

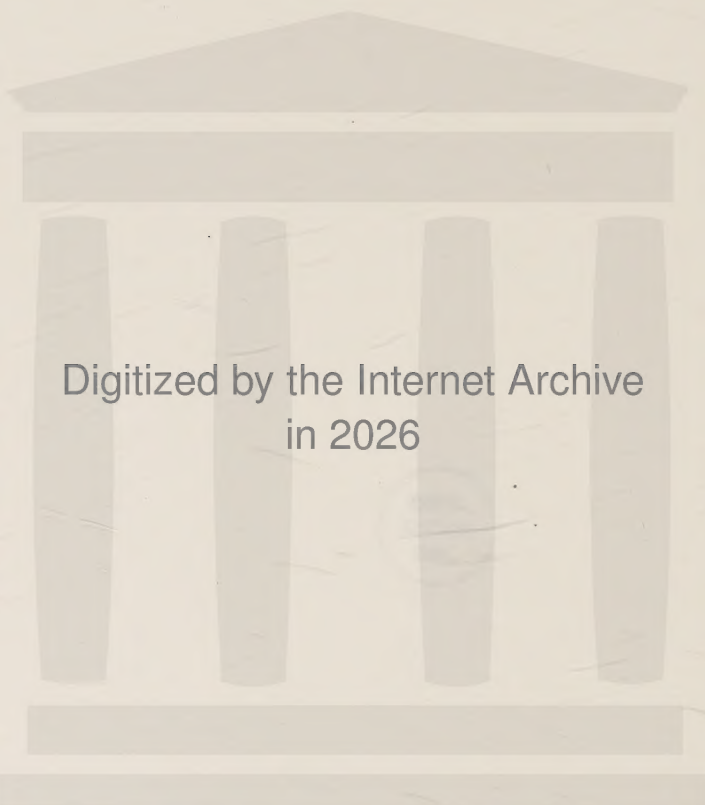
München, im Mai 1981



1. Berichterstatter: Prof. Dr. E. Gwinner

2. Berichterstatter: Prof. Dr. P. Bruckmoser

Tag der mündlichen Prüfung: 31. Juli 1981



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548324_0015

INHALT

	Seite
1. Einleitung	2
2. Methode	4
3. Ergebnisse	10
3.1. Beschreibung des Teilzugs	10
3.1.1. Teilzug südwestdeutscher Amseln	10
3.1.2. Bestimmung von Stand- und Zugvögeln der Population	12
3.1.3. Welche Individuen der Population sind Stand- oder Zugvogel?	14
3.1.4. Wie konstant sind Stand- und Zugverhalten bei einem Individuum?	16
3.2. Physiologische Unterschiede zwischen Stand- und Zugvögeln	18
3.2.1. Gonadenentwicklung	18
3.2.2. Hormonelle Unterschiede im Frühjahr	21
3.2.3. Körpergewicht im Frühjahr	25
3.2.4. Hormonelle Unterschiede im Herbst	29
3.2.5. Körpergewicht im Herbst	33
3.3. Ökologische Unterschiede zwischen Stand- und Zugvögeln	33
3.3.1. Sangesbeginn und Territorialverhalten	33
3.3.2. Zusammensetzung der Brutpaare und Revierbesitz	34
3.3.3. Brutbeginn	37
3.3.4. Bruterfolg	37
3.4. Hat Teilzug eine genetische Ursache?	40
3.4.1. Material und Methode	41
3.4.2. Ergebnisse	41
4. Diskussion	50
4.1. Alters- und Geschlechtsabhängigkeit von Stand- und Zugverhalten	50
4.2. Physiologische Unterschiede im Frühjahr	51
4.3. Ökologische Unterschiede im Frühjahr	55
4.4. Hormonelle Unterschiede im Herbst	59
4.5. Ursachen des Teilzuges	63
5. Zusammenfassung	66
6. Literaturverzeichnis	68

1. EINLEITUNG

In mittleren und höheren Breiten ändern sich die Umweltbedingungen jahresperiodisch sehr ausgeprägt. In Anpassung an die ungünstigen winterlichen Nahrungs- und Witterungsbedingungen verlassen viele Vögel, nachdem sie ihre Jungen großgezogen haben, ihr Brutgebiet und wandern in Winterquartiere, die oft viele tausend Kilometer entfernt liegen. In klimatisch milderer Gegenden überwintern jedoch viele Arten in ihrem Brutgebiet. Daneben kann es vorkommen, daß die Individuen ein und derselben Population entweder die eine oder die andere Strategie zeigen. In diesem Falle spricht man von Teilziehern im engeren Sinne (Schüz und Meise 1968).

Teilzug ist von der Amsel (Drost 1930, 1935; Brunner 1938; Krueger 1940; Lack 1944; Formanek 1958; Ashmole 1962; Snow 1966), sowie von anderen Arten beschrieben worden (Eaton 1933; Nice 1937; Schäfer und de Schaunsee 1939; von Haartman 1968; Schüz 1971; Lundberg 1979). In der Regel gilt, daß in teilziehenden Populationen ein höherer Prozentsatz an Jungvögeln als an Altvögeln zieht, und daß ♀ stärker zum Zug neigen als ♂. Auch von Jahr zu Jahr wechselndes Verhalten eines Individuums wurde beobachtet (Nice 1937; Kessel 1953; Brackbill 1956); selbst Geschwister aus dem gleichen Nest können entweder ziehen oder im Brutgebiet überwintern (Bernhardt 1930; Drost 1930).

Das Teilziehverhalten wirft eine Reihe bisher unbeantworteter Fragen auf. Es ist bisher noch ungeklärt, worin sich Stand- und Zugvögel physiologisch unterscheiden. Die Geschlechts- und Altersabhängigkeit der Ausprägung des Zugverhaltens vieler Teilzieher hat zu der Hypothese geführt, daß männliche Sexualhormone Zugverhalten unterdrücken könnten (Bullough 1942; Lack 1944). Die Bedeutung von Sexualhormonen für die Steuerung des Zugverhaltens ist jedoch noch umstritten (Berthold 1971, 1975; Stetson und McMillan 1974).

Auch über den Anpassungswert der beiden Strategien herrscht noch Unklarheit. Es ist zu erwarten, daß Standvogelverhalten durch Selektion bei solchen Arten entstanden ist, bei denen die Überwinterung im Brutgebiet eine größere Fitness zur Folge hat

als der Wegzug in ein entferntes Winterquartier. Die Selektion kann dabei sowohl durch unterschiedliche Mortalität (Lack 1954) wie auch durch unterschiedliche Produktivität (von Haartman 1968) erfolgen. Teilzieher, bei denen innerhalb einer Population sowohl die Standvogel- als auch die Zugvogelstrategie verwirklicht ist, eignen sich gut für die Untersuchung dieser Fragen.

Schließlich ist bisher noch für keine Art geklärt, welche Faktoren darüber entscheiden, ob ein bestimmtes Individuum einer Teilzieherpopulation zieht oder im Brutgebiet überwintert. Grundsätzlich sind zwei Möglichkeiten denkbar: 1. Das Stand- bzw. Zugverhalten hängt von der jeweiligen Umweltsituation ab, also beispielsweise von den territorialen Verhältnissen, der Populationsdichte oder dem Nahrungsangebot (Lack 1944; Kalela 1954; Gauthreaux 1978). 2. Die beiden Strategien sind genetisch bedingt (Lack 1944, 1968).

In dieser Arbeit wird das Teilziehverhalten einer südwestdeutschen Amselpopulation untersucht. Sie gliedert sich in vier Teile:

Im ersten Teil wird der Teilzug phänologisch beschrieben. Der zweite Teil befaßt sich mit den physiologischen Unterschieden zwischen Stand- und Zugvögeln. Die Beziehungen zwischen dem Stand- bzw. dem Zugverhalten und dem hormonellen Geschehen und der Gonadenentwicklung wurden untersucht. Hierzu wurde sowohl die Situation unmittelbar nach der Ankunft der Zugvögel im Frühjahr als auch die Situation vor dem Wegzug im Herbst ins Auge gefaßt. Im dritten Teil wird die Bedeutung beider Strategien für die Fortpflanzungschancen und den Fortpflanzungserfolg des Individuums betrachtet. Der vierte Teil der Arbeit schließlich befaßt sich mit den unmittelbaren Ursachen des Zug- bzw. Standvogelverhaltens von Teilziehern. Durch Beobachtungen des Verhaltens der Amseln im Herbst wurde versucht, die Bedeutung der "Umwelthypothese" zu klären. Die Möglichkeit einer genetischen Ursache wurde durch die Aufzucht der Nachkommen von Stand- und Zugvögeln geprüft unter der Annahme, daß Zugvögel mehr Nachkommen mit Zugverhalten und Standvögel mehr Nachkommen mit Standvogelverhalten erzeugen.

2. METHODE

2.1. Untersuchungsgebiet

Die Untersuchung erfolgte von 1976 bis 1979 an einer südwest-deutschen Amselpopulation von ungefähr 40 Brutpaaren im Park von Schloß Möggingen bei Radolfzell ($47^{\circ} 46'N$, $09^{\circ} 00'E$) und der näheren Umgebung. Das Untersuchungsgebiet (UG) grenzt an die Ortschaft Möggingen und umfaßt ca. 20 Hektar. Sein Charakter wird geprägt durch den auwaldähnlichen Schloßgraben, umliegende Streuobstwiesen mit Apfelbäumen, eine Fichtenschonung, einen Südhang mit Kiefern- und Robinienbestand und im Herbst ausgedehnte Maisfelder. Die Obstgärten und Felder werden durch dichte Feldhecken begrenzt. Die relativ isolierte Lage ließ hoffen, daß die überwinternden Amseln der Population ziemlich vollständig erfaßt werden konnten, eine wesentliche Voraussetzung für die Unterscheidung von Standamseln (STA) und Zugamseln (ZA) im Freiland.

2.2. Bestimmung der Stand- und Zugamseln

Die STA, die im Brutgebiet überwinterten, sind durch Fang und Markierung während der Abwesenheit des ziehenden Teils der Population erfaßt worden. Der Bestimmung der ZA lag folgende Überlegung zugrunde: Wird während der Abwesenheit der ZA in der überwinternden Population kontinuierlich gefangen und beringt, so nimmt die Zahl der unberingten bzw. nicht kontrollierten Amseln ab. Bei Ankunft der Zugvögel sollte sie wieder ansteigen. Von diesem Anstieg an wurden die "Neufänge" als Zugvögel betrachtet. Um sicher zu sein, daß beringte Amseln, die im Winter nur kleine Ortsveränderungen vorgenommen hatten, nach ihrer Rückkehr ins UG nicht zu den Zugvögeln gerechnet wurden, beobachtete ich im Winter auch an guten Futterplätzen in der näheren Umgebung des UG.

Mit dieser Methode können die STA eindeutig bestimmt werden, während in der Gruppe der ZA auch im Winter nicht erfaßte STA enthalten sein können. Außerdem werden Amseln, die möglicherweise nur wenige Kilometer entfernt überwintert hatten, nach ihrer Rückkehr ins UG als ZA gewertet. Daraus folgt, daß mögliche Unterschiede zwischen Stand- und Zugvögeln Mindestunterschiede sind, die bei einer eindeutigen Bestimmung der ZA noch deutlicher zum Ausdruck gekommen wären.

2.3. Fang und Markierung

Die Vögel wurden mit Japannetzen und zum Teil mit Siebfallen gefangen. Die Markierung erfolgte mit Aluminiumringen und farbigen Kunststoffringen in individueller Kombination, so daß die Amseln auch durch Beobachtung identifiziert werden konnten.

2.4. Geschlechts- und Altersbestimmung

Die Geschlechts- und Altersbestimmung der Amseln erfolgte in Anlehnung an Svensson (1975) und Richter (1972). Vögel, deren Alter nicht eindeutig festgestellt werden konnte, wurden bei Auswertung nach Altersstufen nicht mit einbezogen.

2.5. Physiologische Daten

2.5.1. Gonadenzustand

1977 und 1978 wurde bei den ♂ der kleine Durchmesser des linken Hodens und bei den ♀ der Durchmesser der größten Oocyte durch Laparotomie gemessen. Da mit beginnender Brutzeit die Laparotomie der ♀ den Bruterfolg zu gefährden schien, wurden ♀ ab Beginn der Brutzeit nicht laparotomiert.

2.5.2. Blutproben

Zur Analyse der Plasmakonzentrationen von Luteinisierendem Hormon und Steroiden wurden den Vögeln im Freiland innerhalb von ungefähr drei Minuten nach dem Fang ca. 600 µl Blut mit heparinisierten Mikropipetten aus einer Flügelvene entnommen. Die Blutproben wurden innerhalb von 30 Minuten im Labor bei 7000 Umdrehungen pro Minute zentrifugiert, das Plasma mit 1 µl NaN_3 /100 µl versetzt und bis zur Analyse bei -20°C gelagert. Es wurde angestrebt, den Individuen in ungefähr 14-tägigem Abstand Blutproben zu entnehmen.

2.5.3. Körpergewicht und Mauser

Die Vögel wurden im Labor gewogen. Bei adulten Tieren wurde der Mauserzustand von Groß- und Kleingefieder, bei Jungvögeln die Mauserintensität des Kleingefieders aufgezeichnet. Anschließend wurden die Vögel am Fangort wieder freigelassen.

2.5.4. Hormonanalysen

Luteinisierendes Hormon (LH)

Die Plasmakonzentration von LH wurde nach der von Follett et al. (1974) modifizierten Methode von Follett et al. (1972) gemessen.

Für die radioaktive Markierung und die Erstellung der Standardkurven wurden hoch gereinigtes LH von Hühnern und von Kaninchen produziertes Antiserum gegen Hühner-LH verwendet. Die Plasmaproben wurden doppelt analysiert: die Variation zwischen den Assays betrug weniger als 15 %.

Die Annahme, daß die an Hühnern entwickelte Meßmethode auch für die Messung von LH bei der Amsel geeignet ist, wurde folgendermaßen getestet: Adenohypophysen von Amseln wurden im Puffer homogenisiert und ihr LH-Gehalt bei verschiedenen Verdünnungen dreimal gemessen. Ebenso wurden die LH-Konzentrationen eines Plasmapools bei verschiedenen Verdünnungen gemessen. In beiden Fällen waren die Verdünnungskurven parallel zur Standardkurve für Hühner-LH. Dies bedeutete, daß Amsel-LH wie Hühner-LH an das Antiserum bindet. Es war nicht möglich, die Spezifität absolut zu überprüfen, da es keine gereinigten Gonadotropinpräparate der Amsel gibt. Die Rechtfertigung des hier gewählten Verfahrens wird jedoch durch viele Hinweise gestützt (Follett et al. 1978).

Steroide

Die Plasmakonzentrationen von 17 β -hydroxy-5 α -androst-3-on (5 α -DHT), Testosteron, Östradiol-17 β und Corticosteron wurden nach der Methode von Wingfield und Farnar (1975) mit einem Radioimmunoassay gemessen. Die Plasmaproben wurden mit 2000 cpm jedes ³H-Steroids mindestens 3 Stunden lang bei 4°C ins Gleichgewicht gebracht. Anschließend erfolgte eine Extraktion mit 5 ml Dichlormethan. Der Extrakt wurde unter Stickstoff getrocknet und auf Mikrosäulen übertragen, die mit Celite : Propylenglykol : Äthylenglykol (6 : 1.5 : 1.5, m : v : v) gepackt waren. Die Steroidfraktionen gehen mit ansteigender Konzentration von Äthylacetat in Isooktan entsprechend ihrer Polarität in Lösung. Nach der Chroma-

tographie wurden die Steroide mittels Radioimmunoassays bestimmt. Die gebundene und ungebundene Fraktion des Antikörpers wurde durch Zugabe von Aktivkohle getrennt. Um die Variation zwischen den Assays zu bestimmen, wurden gleiche Teile des Plasmapools und 2 x 1 ml destilliertes Wasser als Blindproben durch den ganzen Vorgang bei jedem Assay mitgezogen. Tab.1 zeigt die Variation zwischen den Assays und die in den Blindproben gemessenen Werte. Die Genauigkeit des Steroid-Assay-Systems und die Werte für Plas-mablindproben wurden folgendermaßen bestimmt: Ein Teil des Plas-mas wurde mit Aktiv-Kohle behandelt, um die endogenen Steroide zu

Hormon	Blindproben ¹ (pg)	Variation ² (%)
5 α -DHT	2	16.7
Testosteron	2	14.6
Östradiol-17 β	4	16.8
Corticosteron	10	14.1

¹ Steroidmengen, die in den Blindproben gemessen wurden.

² ausgedrückt als Variationskoeffizient der mehrmaligen Analyse der selben Plasmaproben.

Tab.1: Blindprobenwerte und Variation zwischen den Assays des Radioimmunoassays für Steroide.

entfernen. Nach dem Zentrifugieren enthielt der Überstand steroidfreies Plasma, das nach Zugabe von 0 pg, 250 pg und 500 pg des jeweiligen Steroids analysiert wurde (Tab.2).

gemessene Menge an	Menge des zugegebenen Steroids ¹		
	0 pg	250 pg	500 pg
5 α -DHT	7.2	274	494
Testosteron	5.0	221	426
Östradiol-17 β	2.0	291	494
Corticosteron	3.9	264	422

¹Menge des Steroids, die von endogenen Steroiden gereinigtem Amselplasma zugegeben wurde.

Tab.2: Genauigkeit des Radioimmunoassays für Steroide im Amselplasma.

2.6. Ökologische Daten

2.6.1. Verhalten vor und während der Brutzeit

Revierverhalten, Revierbesetzung und Brutpaarzusammensetzung wurde durch systematisches Beobachten im UG aufgezeichnet.

2.6.2. Brutbeginn und Bruterfolg

Die Nestersuche erfolgte durch Beobachtung der Brutpaare in ihren Revieren, möglichst während der Nestbauphase, und anschließende Kontrolle des so eingegrenzten Gebietes. Zusätzlich wurde im UG systematisch nach Nestern gesucht. Als Legebeginn wurde die Ablage des ersten Eies definiert. Bei Nestern, die erst während der Legephase entdeckt wurden, konnte unter Annahme eines Legeabstandes von einem Tag auf den Legebeginn zurückgerechnet werden. Als Maß für den Bruterfolg wurde das Erreichen des Beringungsalters von ca. 6 bis 7 Tagen verwendet.

2.7. Aufzucht und Haltung der Versuchstiere

Die Nestlinge wurden zwischen dem 6. und 8. Lebenstag aus dem Nest genommen und unter natürlichen Lichtbedingungen handaufgezogen. Als Aufzuchtfutter diente in Streifen geschnittenes Rinderherz, das mit Insektentrockenfutter (Fa. Aleckwa), Mauserpulver, Vitaminen und Schneckenkalk angereichert war. Nachdem die Jungvögel selbständig waren, wurden sie in Registrierkäfigen (1.20m x

0.50m x 1.50m) einzeln gehalten. Als Futter erhielten sie Alleinkorn (Kükenfutter), zusätzlich täglich einen Teelöffel Mehlwürmer. Trinkwasser stand ad libitum zur Verfügung.

2.8. Statistik

Die angewandten statistischen Methoden sind jeweils angegeben. Es wurden sowohl parametrische als auch nichtparametrische Verfahren herangezogen (Sachs 1978).

3. ERGEBNISSE

3.1. Beschreibung des Teilzugs

3.1.1. Teilzug südwestdeutscher Amseln

Wiederfunde von Amseln, die während der Brutzeit in Süddeutschland beringt worden sind, deuten darauf hin, daß die süddeutsche Population Teilziehverhalten zeigt. Die Anzahl der Wiederfunde zwischen September und März gegen die Entfernung vom Beringungs-

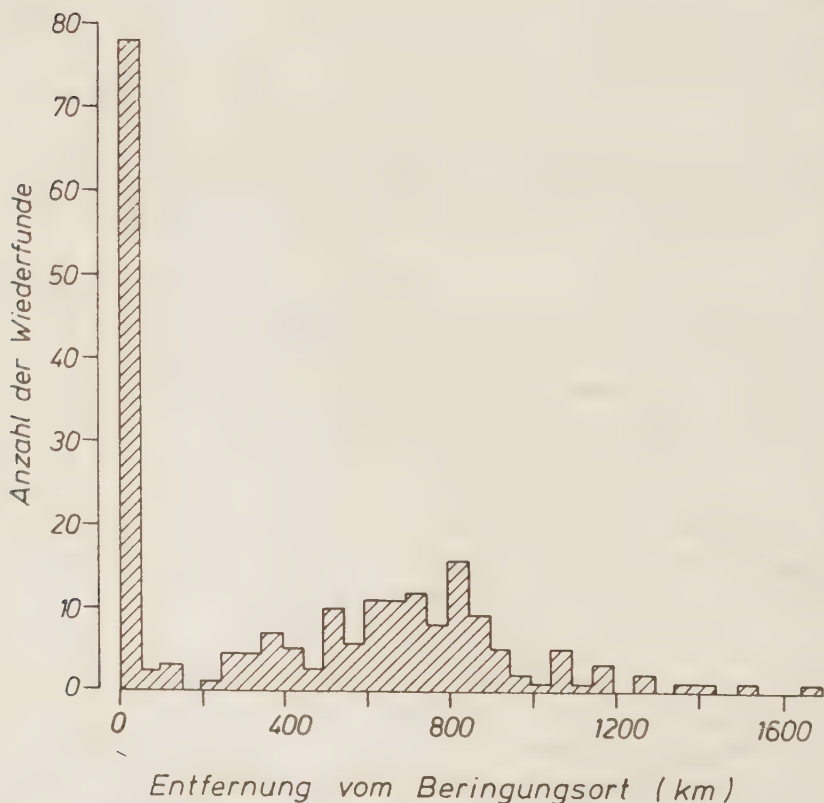


Abb. 1: Wiederfunde (September bis März) in Süddeutschland beringter Amseln. Nach Kraus (1961).

ort aufgetragen, ergibt eine bimodale Verteilung (Abb.1). Ein Teil der Amseln wurde nahe dem Beringungsort (< 50 km) wiedergefunden, während der andere Teil der Wiederfunde aus größeren Entfernungen vom Beringungsort stammte; das Maximum der Verteilung lag bei 800 km bis 850 km.



Abb.2: Fernfunde von Amseln im ersten Winter nach der Beringung. Offene Punkte: in Südwestdeutschland (schraffiert) als Nestling beringt. Geschlossene Punkte: im Untersuchungsgebiet als Nestling beringt. Dreiecke: im Untersuchungsgebiet als Fängling beringt. Ausgefüllter Kreis in der Schraffur: Lage des Untersuchungsgebietes. Nach eigenen Daten und Daten von Kraus (1961).

Fernfunde von Amseln im ersten Winter, die als Nestlinge oder adulte Fänglinge in Südwestdeutschland beringt worden sind, sowie Fernfunde im UG beringter Amseln sind in Abb.2 dargestellt. Sie zeigt, daß die Winterquartiere der ziehenden Amseln in Südfrankreich und Italien liegen. Da die Wiederfundraten im Brut- und Überwinterungsgebiet unterschiedlich sind und sich auch zwischen den Geschlechtern und Altersstufen unterscheiden (Perdeck 1977), läßt dieses Material keine Aussagen über quantitative Anteile von Stand- und Zugvögeln sowie über Alters- und Geschlechtsunterschiede in der Zugbereitschaft zu.

3.1.2. Bestimmung von Stand- und Zugvögeln der Population

In Abb.3 sind die Fangzahlen für die Jahre 1977, 1978 und 1979 dargestellt. Die Säulen zeigen 1977 die Anzahl unberingter Fänglinge in Prozent der Gesamtzahl der Fänglinge. Da 1978 und 1979 auch Vögel kontrolliert worden sind, die schon im Vorjahr beringt worden waren, wurde hier anders verfahren. Hier stellen die Säulen die Anteile an Fänglingen dar, die im Winter (ab 1.11.) bisher nicht durch Fang kontrolliert worden waren in Prozent der Gesamtzahl der Fänglinge (= Neufänge und Wiederfänge). Der Prozentwert der Neufänge nahm in allen 3 Jahren, wie theoretisch zu erwarten, kontinuierlich ab. 1977 und 1979 lag der bei Ankunft der ZA erwartete Anstieg in der 1. Märzdekade, 1978 in der 2. Februardekade. Nach diesem Anstieg nahm der Prozentsatz, wie theoretisch zu erwarten, in allen 3 Jahren wieder ab.

Im folgenden werden die Verhältnisse in den einzelnen Jahren nacheinander besprochen.

1977: Der Anstieg von 22 % Ende Februar auf 38 % Mitte März war nicht signifikant (Chi-Quadrat-Vierfeldertest, $p > 0.10$). Unter der Annahme, daß keine Immigration in das UG erfolgt ist, eine gleichmäßige Durchmischung von unberingten und beringten Individuen stattgefunden hat und die Fangmethoden gleichgeblieben sind, läßt sich aus den vorhergehenden Fangzahlen ein theoretischer Wert für die Fangdekade Mitte März berechnen. Dabei wurde folgendermaßen vorgegangen: Mitte Februar lag der Prozentsatz der Neufänge bei 27.5 % (17 von 62). Die Beringung dieser 17 Tiere

führte zu einer Abnahme des Prozentsatzes auf 22%. Die Beringung dieser 22% (= 8 Tiere) müßte dann den Wert um 2.75% auf ca. 19% herabsetzen. In der ersten Märzdekade wurden weitere 12 Amseln beringt, was eine Abnahme von 4% zur Folge hatte. Dies ergibt einen theoretischen Wert von 15% Neufänge für die Fangdekade Mitte März. Der tatsächliche Wert von 38% war signifikant höher als dieser theoretische Wert (Chi-Quadrat-Vierfeldertest, $p < 0.01$). Den höheren Anteil an Neufängen erkläre ich mit der Ankunft der ZA. Für die weiteren Betrachtungen wurden die unberingten Fänglinge ab der Fangdekade mit dem niedrigsten Prozentsatz an Neufängen (20.2) als Zugvögel, vorher gefangene Tiere als Standvögel gewertet.

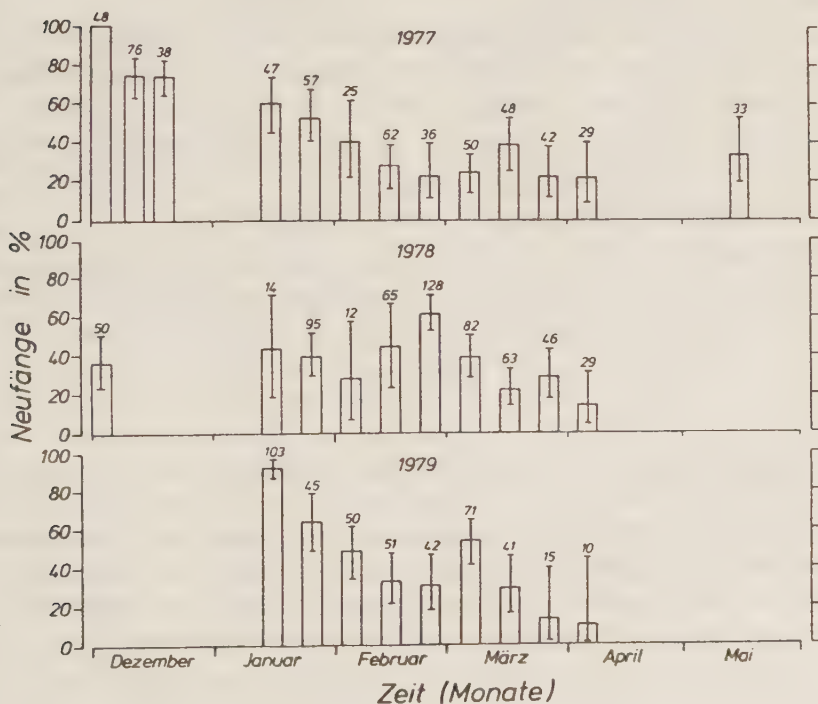


Abb. 3 Prozentualer Anteil an Neufängen an der Gesamtfangzahl in Dekaden (nähere Erläuterung siehe Text). Zahlen über den Säulen: Gesamtzahl an Fänglingen; vertikale Linien: 95%- Konfidenzgrenzen.

1978: In diesem Jahr lagen die Verhältnisse anders. Da im November 1977 intensiv gefangen worden war, lag der Anteil an Neufängen zu Beginn des Winters mit 36% relativ niedrig. Von Januar bis Anfang Februar ging der Anteil auf 28% zurück. Ein signifikanter Anstieg auf 61% erfolgte von Anfang bis Ende Februar (Chi-Quadrat-Vierfeldertest, $p < 0.02$). Zeitlich fiel er mit einem Wintereinbruch zusammen. Während dieser Zeit streiften viele unberingte Amseln durch das UG. Es war nicht auszuschließen, daß es sich um Vögel handelte, die aus höheren Lagen talwärts gewandert waren (Winterflucht). Andererseits könnte es sich um ZA gehandelt haben, die durch das schlechte Wetter auf dem Heimzug gestaut worden waren. Ich nehme jedenfalls an, daß die Ankunft der im UG brütenden ZA durch das Auftreten fremder Amseln überlagert wurde und werte deshalb Neufänge erst ab 20.2. (wie 1977) als ZA.

1979: In diesem Jahr war der Anteil an Neufängen im Januar mit ca. 90% sehr hoch, da wegen Schneefall und Kälte viele unberingte Amseln in das UG wanderten. Der niedrigste Anteil an Neufängen wurde in der letzten Februardekade erreicht, auf den Anfang März ein Anstieg um 23% erfolgte, der signifikant war (Chi-Quadrat-Vierfeldertest, $p < 0.02$). Neufänge wurden ab 20.2. als ZA gewertet.

Bretscher (1920) gibt auf Grund von Erstbeobachtungen die Zugzeit der Amsel von 1.2. bis 30.3. an, den Mittelwert legt er auf den 25.2. (84 Beobachtungen aus 37 Jahren). Dieses Datum stimmt gut mit der im UG ermittelten Ankunftszeit der Zugamseln überein.

3.1.3 Welche Individuen der Population sind Stand- oder Zugvögel

Die Anteile an Alt- bzw. Jungvögeln an den Stand- und Zugamseln sind in Abb. 4 nach Geschlechtern getrennt dargestellt. Als STA wurden Individuen gewertet, die zwischen 1.11. und 19.2. und während der Brutzeit im UG gefangen oder beobachtet worden sind.

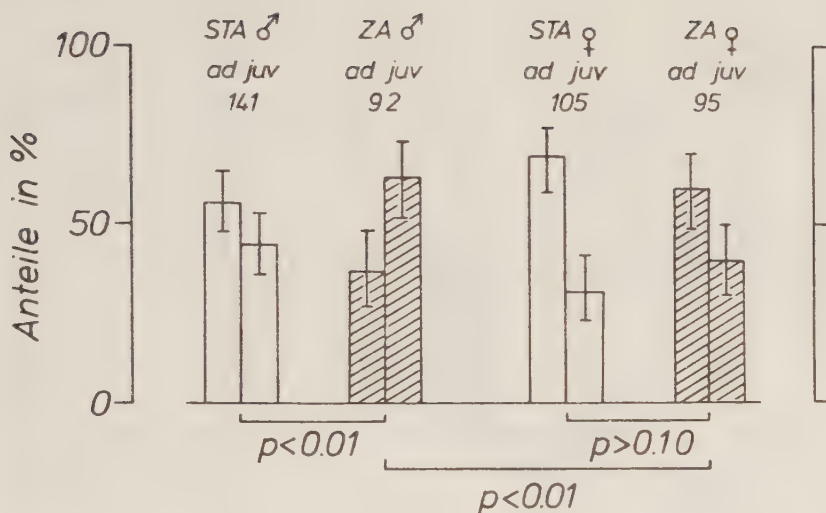


Abb.4: Alterzusammensetzung von Stand- und Zugamseln nach Geschlechtern getrennt (Daten aus drei Untersuchungsjahren). ad: adulte Vögel; juv: juvenile Vögel; Zahlen über den Säulenpaaren: Anzahl der Vögel; senkrechte Linien: 95%- Konfidenzintervalle; p: Irrtumswahrscheinlichkeit für die Annahme eines Unterschiedes zwischen den Prozentverhältnissen, die durch Klammern zusammengefaßt sind.

ZA waren alle Neufänge und im Winter (1.11. bis 19.2.) nicht erfaßte Amseln, die ab 20.2. gefangen worden sind. 1978 wurden Neufänge der dritten Februardekade nur dann zu den ZA gerechnet, wenn sie in einer der nachfolgenden Fangdekaden nochmals kontrolliert worden waren, um zu vermeiden, daß die große Zahl an Winterflüchtern oder Durchzüglern, die nur kurz das Gebiet besucht hatten, gewertet wurde (siehe oben). Alle drei Jahre zusammen betrachtet, ergaben einen signifikanten Altersunterschied nur bei den ♂ (Chi-Quadrat-Vierfeldertest $p < 0.01$). Der Anteil an Jungvögeln war bei den männlichen Zugvögeln höher als bei den weiblichen, bei denen sogar die Altvögel leicht überwiegen. Das Geschlechtsverhältnis bei STA und ZA war nahezu gleich (Abb.5).

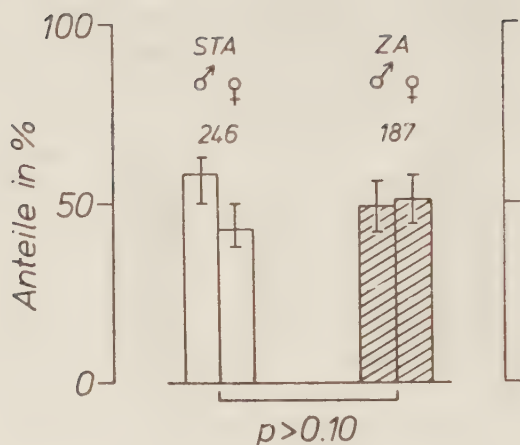


Abb.5: Geschlechterverhältnis bei Stand - und Zugamseln (Daten aus drei Untersuchungsjahren). Zahlen über den Säulenpaaren: Anzahl der Vögel; senkrechte Linien: 95%- Konfidenzintervalle; p : Irrtumswahrscheinlichkeit für die Annahme eines Unterschiedes zwischen den durch Klammer zusammengefaßten Prozentverhältnissen.

3.1.4. Wie konstant sind Stand- und Zugverhalten bei einem Individuum?

Die unterschiedlichen Altersstrukturen bei den STA und ZA deuten darauf hin, daß die Tiere ihre Winterstrategie mit dem Alter ändern. In Abb.6 wurden Amseln berücksichtigt, denen in zwei aufeinanderfolgenden Jahren Stand- oder Zugverhalten zugeordnet werden konnte. Im oberen Teil der Abbildung sind die Vögel nach Geschlechtern und Verhalten im 1. Winter getrennt. Die Säulen stellen die Anteile dieser Vögel dar, die im darauffolgenden Winter Stand- oder Zugvögel waren.

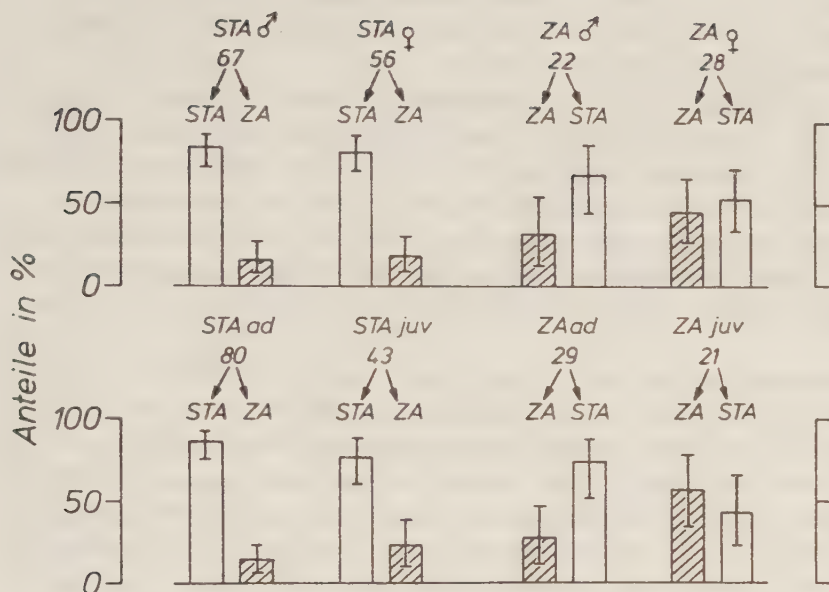


Abb. 6: Häufigkeit der Verhaltenskonstanz bzw. der Verhaltensänderung nach Geschlechtern (oben) und Altersklassen (unten) getrennt dargestellt. Über den Säulenpaaren: ad: adulte Vögel, juv: juvenile Vögel; Zahlen: Anzahl Tiere, deren Winterstrategie in zwei aufeinanderfolgenden Jahren festgestellt wurde. Senkrechte Linien: 95% Konfidenzgrenzen. (Nähere Erläuterung im Text.)

Standvogelverhalten war bei beiden Geschlechtern sehr stabil: 84% der männlichen und 82% der weiblichen Standvögel überwinterten auch im zweiten Jahr im Brutgebiet (Abb. 6, Säulenpaare links). Unter den Vögeln, die zum Zugverhalten wechselten, waren auch ♂, die Brutreviere besessen hatten. Sie verließen diese im Winter, während die ♂ in angrenzenden Revieren den ganzen Winter über beobachtet werden konnten. Deshalb ist es unwahrscheinlich, daß sie durch Umweltfaktoren zum Verlassen ihrer Territorien gezwungen worden sind. Diese Zugvögel kehrten zur Brutzeit in ihre ehemaligen Reviere zurück, oder siedelten sich in unmittelbarer Nähe an. Es ist auszu-

schließen, daß diese Amseln durch Beobachtungslücken im Winter nicht erfaßt worden sind, da ihre Reviere in einem der Beobachtung gut zugänglichen Teil des UG lagen.

Wie aus den beiden rechten Säulenpaaren im oberen Diagramm hervorgeht, wurde Zugverhalten bei ♂ und ♀ signifikant weniger oft beibehalten als Standvogelverhalten (Chi-Quadrat-Vierfeldertest $p < 0.001$). Der Unterschied zwischen den Geschlechtern bei den Zugvögeln war nicht signifikant (Exakter Fischertest $p > 0.2$). Die Tendenz der ziehenden ♀, auch im folgenden Jahr wieder zu ziehen, entspricht aber dem höheren Anteil adulter Tiere, der bei den ZA-♀ gefunden wurde (Abb. 4).

Im unteren Teil der Abb. 6 sind die Verhältnisse für Alt- und Jungvögel dargestellt. Die Altersangabe bezieht sich auf das Alter der Vögel in dem Jahr, in dem sie das erste Mal als Standvögel (links) bzw. Zugvögel (rechts) erfaßt worden sind. Wie aus den beiden linken Säulenpaaren hervorgeht, wurde Standverhalten sowohl bei adulten als auch bei juvenilen Vögeln meist beibehalten. Von den einjährigen ZA zogen im folgenden Jahr noch 57%, während von den mehrjährigen ZA nur 28% auch im nächsten Jahr Zugvögel waren (Abb. 6, Säulenpaare unten rechts). Obwohl diese Unterschiede nicht signifikant sind (Exakter Fischertest, $p < 0.10$), deuten sie doch die Tendenz an, daß mit zunehmendem Alter die Zugbereitschaft nachläßt.

3.2. Physiologische Unterschiede zwischen Stand- und Zugvögeln

3.2.1. Gonadenentwicklung

Die Hodengröße von überwinternden und ziehenden Amseln ist aus Abb. 7 zu entnehmen; zwischen Erst- und Wiederfängen wurde bei den ZA nicht unterschieden. Bei den im Brutgebiet überwinternden Amseln begann das Hodenwachstum 1977 in der ersten Februardekade; die maximale Hodengröße wurde Anfang April zu Beginn der Brutzeit erreicht. Die Hoden der ZA waren während der Wachstumsphase kleiner, erreichten aber den gleichen Maximalwert. 1978 begannen die Hoden der STA erst Ende Februar zu wachsen. Auch in diesem Jahr waren die Hoden der ZA während des Wachstums kleiner. Um zu prüfen, ob der

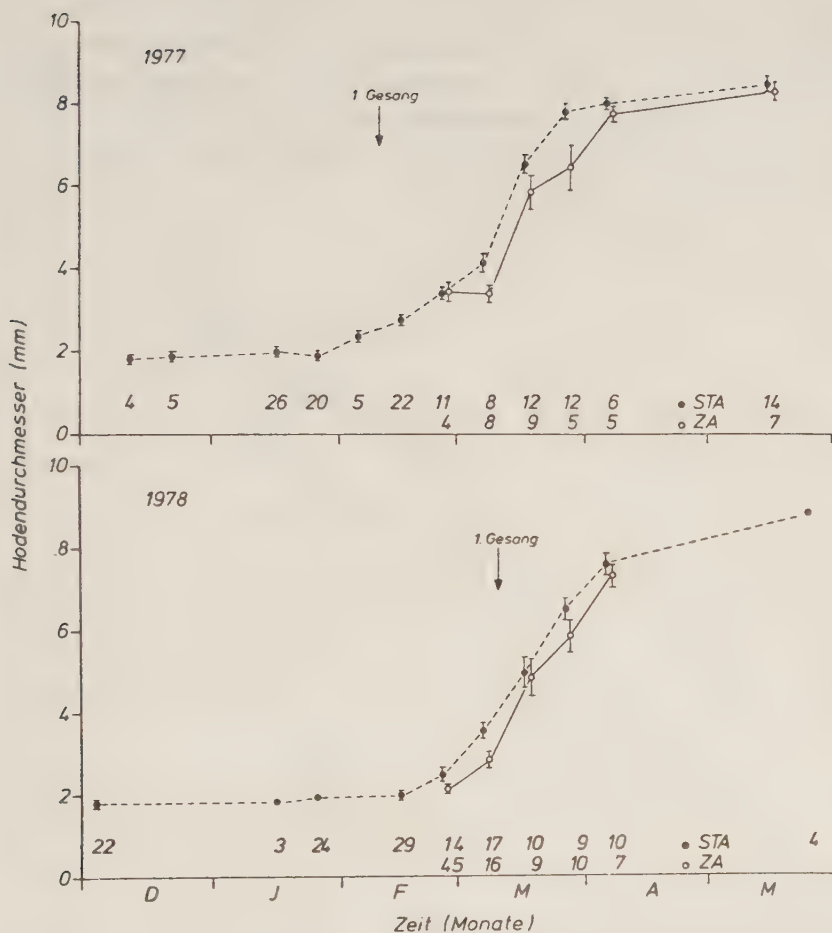


Abb. 7: Dekadenmittelwerte ($\pm$ mittlere Fehler der Mittelwerte) der Hodendurchmesser der STA (ausgefüllte Kreise) und ZA (offene Kreise). Zahlen: Anzahl der Meßwerte.

Größenunterschied während des Wachstums signifikant war, wurden die Werte aus beiden Jahren zusammen ausgewertet. Der zeitliche

Unterschied zwischen den beiden Jahren im Beginn des Wachstums wurde durch die Normierung der Werte auf den Zeitpunkt, an dem die Hoden der STA und ZA die halbe Maximalgröße erreicht hatten, korrigiert. Die Daten wurden in Dekaden vor bzw. nach dem Zeitpunkt des halbmaximalen Wachstums zusammengefaßt. Tab.3 gibt die Signifikanzwerte für die Unterschiede (U-Test). Zwischen Tag -30 und +20 besaßen STA größere Hoden als ZA.

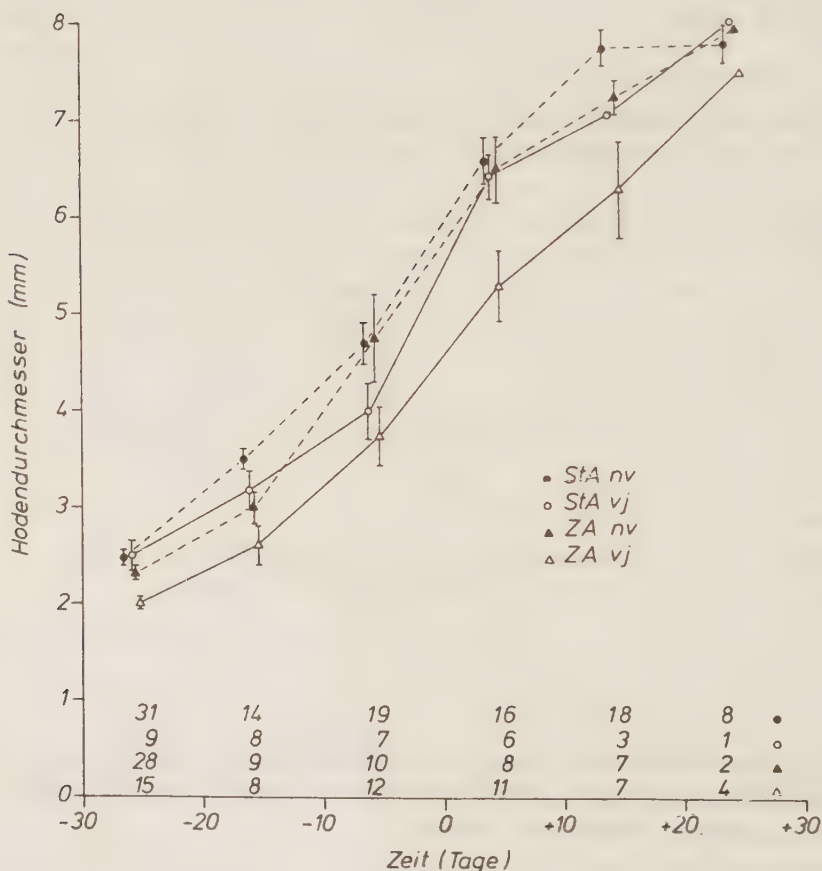


Abb. 8: Mittelwerte ($\pm$ mittlere Fehler der Mittelwerte) der Hoden größe von STA und ZA verschiedener Altersklassen. Die Werte sind auf den Zeitpunkt des halbmaximalen Wachstums (= Tag 0) normiert (Erläuterung, siehe Text); nv = nicht vorjährig; vj = vorjährig; Zahlen: Anzahl der Meßwerte.

Es liegt nahe anzunehmen, daß der Unterschied durch die unterschiedliche Altersstruktur in den Gruppen bedingt war. Deshalb wurde zwischen ein- bzw. mehrjährigen STA und ZA unterschieden und nach obiger Methode ausgewertet. Abb. 8 zeigt die Wachstumskurven der Hoden nach Status und Altersgruppen getrennt. Die Irrtumswahrscheinlichkeiten für die Annahme von Unterschieden sind aus Tab.3 zu ersehen. Es zeigt sich, daß die Hoden der einjährigen ZA signifikant kleiner als die der einjährigen STA waren. Am Beginn und Ende des Wachstums hatten adulte ZA größere Hoden als juvenile ZA. Zwischen adulten STA und ZA bestanden nur zu Beginn des Wachstums Unterschiede.

Zeitpunkt	-30	-20	-10	10	20	30
Testpaar						
STA/ZA	0.001	0.009	0.022	0.021	0.015	0.77
STAnv/STAvj	-	0.06	0.147	0.105	-	-
ZAnv/ZAvj	0.028	0.002	0.091	0.098	0.026	-
STAnv/ZAnv	0.001	0.032	0.105	-	0.089	-
STAvj/ZAvj	0.001	0.002	0.008	0.003	-	-

Tab. 3 Signifikanzwerte (U-Test) für die Unterschiede der Hodengröße der in Abb.7 und Abb.8 dargestellten Gruppen;

nv = nicht vorjährig; vj = vorjährig.

Auf Grund der zuvor (S. 5) geschilderten Schwierigkeiten liegen Daten über die Oocytenentwicklung nicht in ausreichendem Umfang vor.

3.2.2. Hormonelle Unterschiede im Frühjahr

Männchen:

Der jahresperiodische Verlauf der Hodengröße, sowie der Konzentrationen von LH, Testosteron, ~~5 α~~ -DHT und Corticosteron bei mehr- und einjährigen ♂ ist aus Abb. 9 und Abb. 10 zu entnehmen.

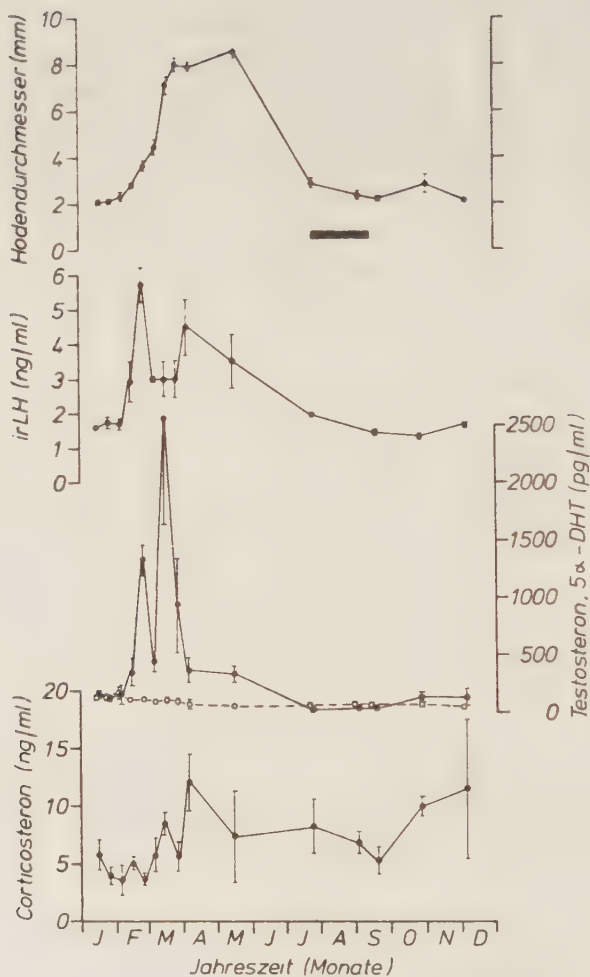


Abb. 9: Adulte Männchen: Jahresperiodischer Verlauf der Hodengröße, der Plasmakonzentrationen von Luteinisierendem Hormon (irLH), Testosteron (rechts Skala; geschlossene Kreise), 5 α -Dihydrotestosteron (rechts Skala; offene Kreise) und Corticosteron. Mediane $\pm$ mittlere Fehler der Mediane. Der Balken deutet die Zeit der Großgefiedermauser an.

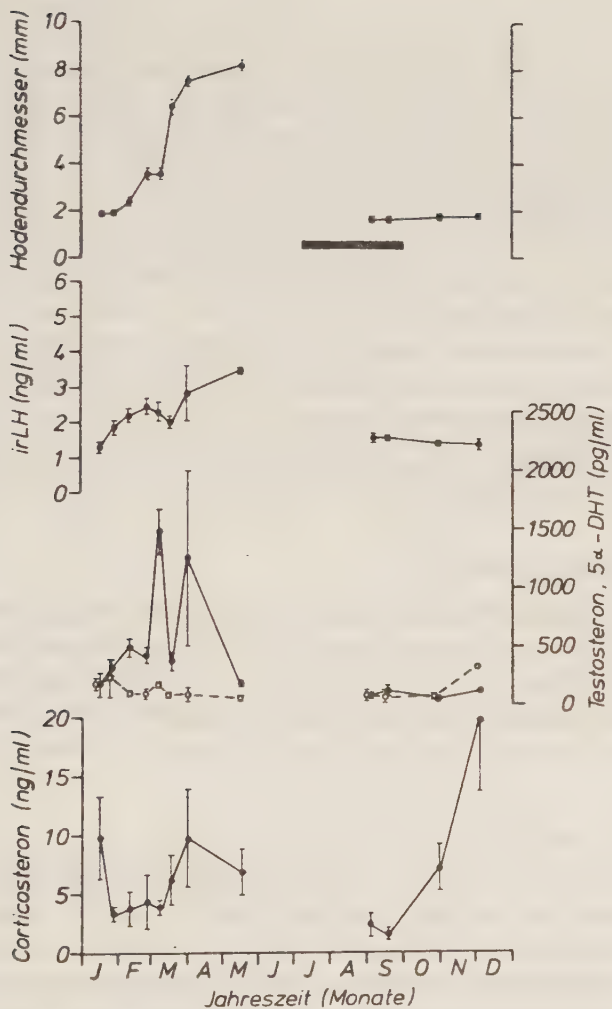


Abb. 10: Juvenile Männchen: Jahresperiodischer Verlauf der Hodengröße der Plasmakonzentrationen von Luteinisierendem Hormon (irLH), Testosteron (rechts Skala; geschlossene Kreise), 5 α -Dihydrotestosteron (rechts Skala; offene Kreise) und Corticosteron. Mediane $\pm$ mittlere Fehler der Mediane. Der Balken deutet die Zeit der Jugendmauser an.

Auffallend war der zu Beginn der Brutzeit im Vergleich zu den mehrjährigen o niedrige LH-Gehalt im Plasma einjähriger o , während sich in der Produktion von Androgenen und Corticosteron ein- und mehrjährige o glichen. Es stellt sich die Frage, ob dieser Unterschied zwischen den Altersgruppen reifefbedingt oder indirekt Folge unterschiedlichen Zugverhaltens ist. Da mehr einjährige als adulte o Zugverhalten zeigten, könnte eine Beziehung zwischen Stand- oder Zugverhalten und der Hormonproduktion bestehen. Eine Analyse der Daten nach den beiden Altersklassen und Stand- bzw. Zugstrategie konnte nur erfolgen, wenn die Daten über einen längeren Zeitraum zusammengefaßt wurden. In Abb. 13 sind die Mittelwerte der Hormonkonzentrationen für die Zeit vom 20.2. (Ankunft der Zugvögel) bis 31.3. (Beginn der Brutzeit) dargestellt. Hier deuten sich folgende Zusammenhänge an.

Luteinisierendes Hormon (LH)

Alle einjährigen o zeigten unabhängig davon, ob sie im Brutgebiet überwintert hatten oder erst kürzlich angekommen waren, eine etwas geringere LH-Produktion. Ob sich adulte STA und ZA im LH-Gehalt unterschieden, war wegen der wenigen Daten, die von den adulten männlichen ZA gewonnen werden konnten, nicht festzustellen.

Testosteron, 5 α -DHT und Corticosteron

Trotz gleichen LH-Gehalts einjähriger STA und ZA schienen die kleineren Hoden der ZA zum Teil mehr Testosteron abzuscheiden. Der Unterschied ist jedoch nicht signifikant. Die Testosteronwerte der adulten o waren annähernd gleich. Bei den Standvögeln beider Altersgruppen lag die Konzentration von 5 -DHT, einem Metaboliten des Testosterons, dessen physiologische Bedeutung umstritten ist, etwas höher als bei den Zugvögeln, wobei der Unterschied bei den einjährigen o größer zu sein schien. Der Plasmagehalt des Nebennierenrinden-Steroids Corticosteron war bei den jungen ziehenden o gegenüber den drei anderen Gruppen etwas höher.

Weibchen:

Bei den ♀ waren die Hormonmuster von Alt- und Jungvögeln im Frühjahr sehr ähnlich (Abb. 11 und Abb. 12). Um festzustellen, ob zwischen der jeweiligen Winterstrategie und dem hormonellen Geschehen vor der Brutzeit eine Beziehung bestand, wurden die Daten wie bei den ♂ (siehe oben) zusammengefaßt (Abb. 13). Folgende Verhältnisse deuten sich an:

Luteinisierendes Hormon (LH)

Am meisten LH konnte bei den überwinternden adulten ♀ nachgewiesen werden; die übrigen Gruppen hatten annähernd gleich LH-Konzentrationen. Jedoch ist der Unterschied nicht signifikant.

Testosteron, ~~5α~~-DHT, Östradiol-17β und Corticosteron

In den Konzentrationen von Testosteron und ~~5α~~-DHT, Östradiol-17β sowie Corticosteron waren keine Unterschiede in Bezug auf das Alter und Stand- bzw. Zugverhalten festzustellen.

3.2.3. Körpergewicht im Frühjahr

Abb. 14 zeigt das mittlere Körpergewicht vor der Brutzeit (20.2. bis 31.3.) für die Gruppen der Amseln, deren Hormonspiegel untersucht worden sind (oben) sowie die Mittelwerte aller untersuchten Amseln aus drei Untersuchungsjahren (unten). Bei den ♂ bestanden keine wesentlichen Gewichtsunterschiede zwischen den Altersstufen und den Stand- bzw. Zugvögeln. Bei den ♀ war das Gewicht der STA etwas höher als das der ZA, jedoch waren die Unterschiede nicht signifikant.

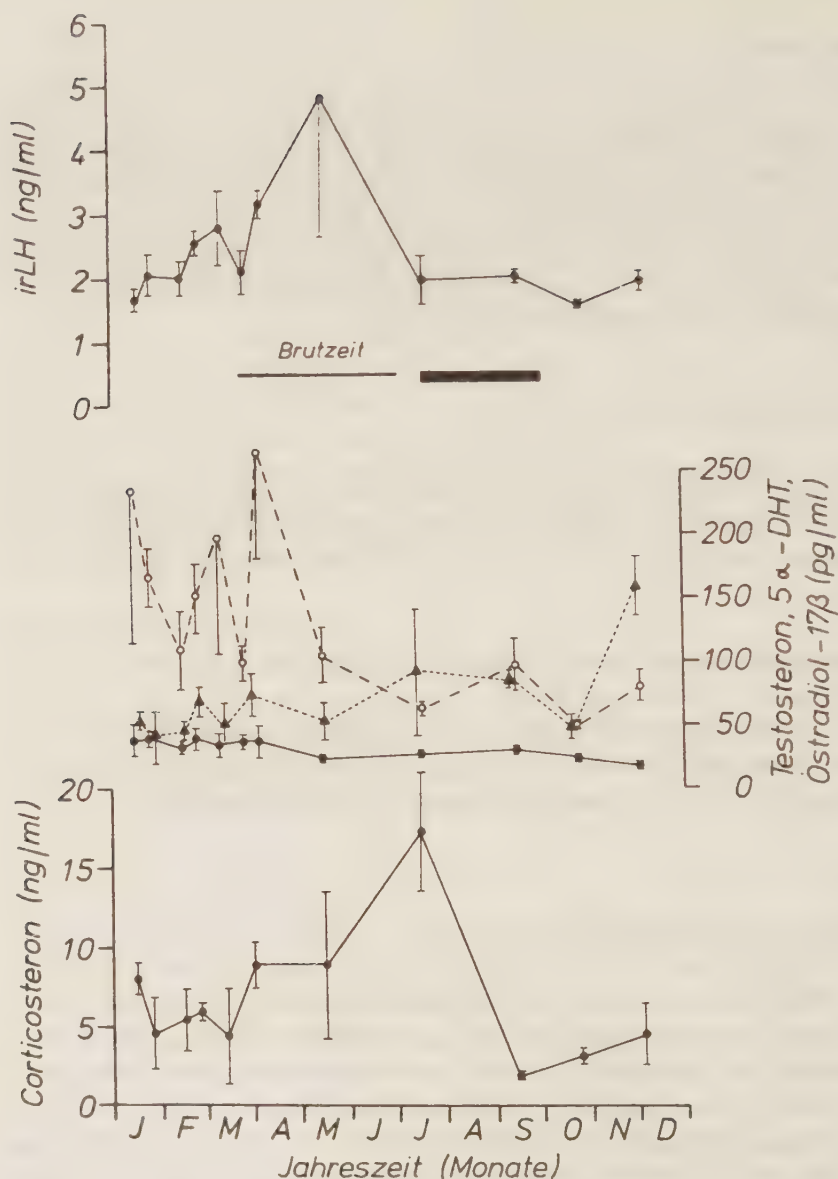


Abb.11: Adulte Weibchen: Jahresperiodischer Verlauf der Plasmakonzentrationen von Luteinisierendem Hormon (irLH), Testosteron (rechte Skala; geschlossene Kreise), 5 α -Dihydrotestosteron (rechte Skala; offene Kreise), Östradiol-17 β (rechte Skala; geschlossene Dreiecke) und Corticosteron. Mediane $\pm$ mittlere Fehler der Mediane. Der Balken deutet die Zeit der Großgefiedermauser an.

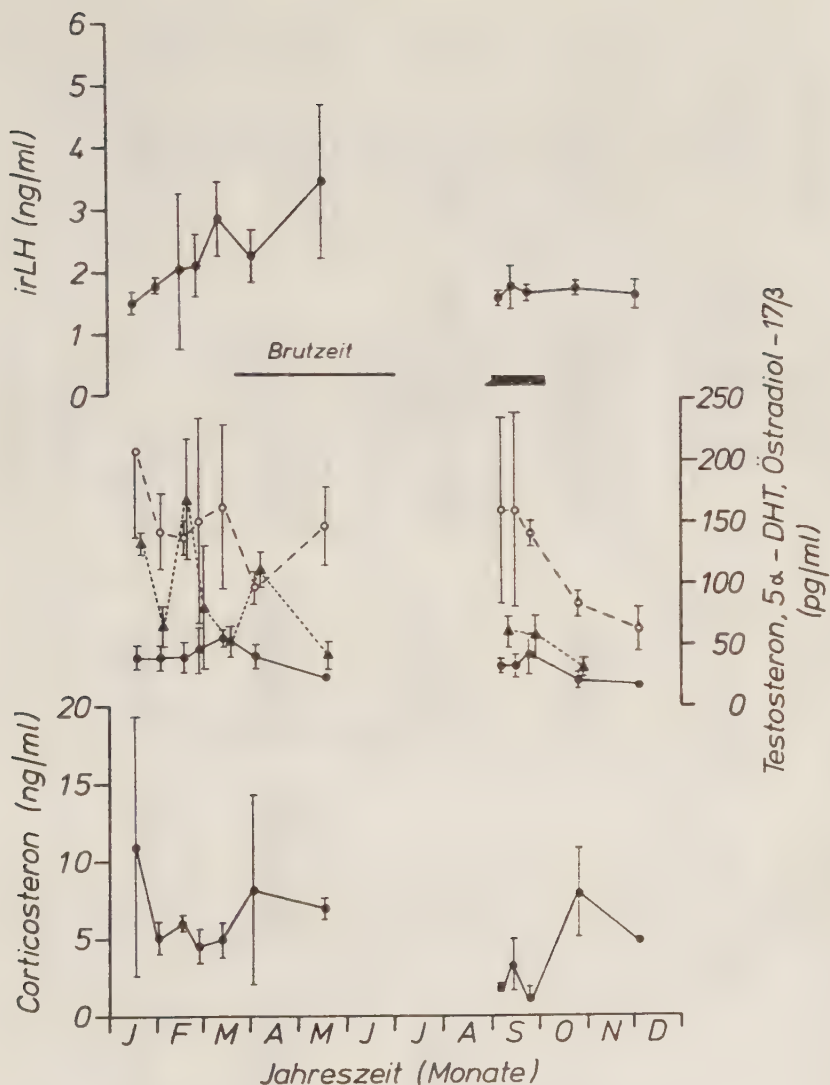


Abb. 12: Juvenile Weibchen: Jahresperiodischer Verlauf von Luteinisierendem Hormon (irLH), Testosteron (rechte Skala; geschlossene Kreise), 5 α -Dihydrotestosteron (rechte Skala; offene Kreise), Östradiol-17 β (rechte Skala; geschlossene Dreiecke) und Corticosteron. Mediane $\pm$ mittlere Fehler der Mediane. Der Balken deutet die Zeit der Jugendmauser an.

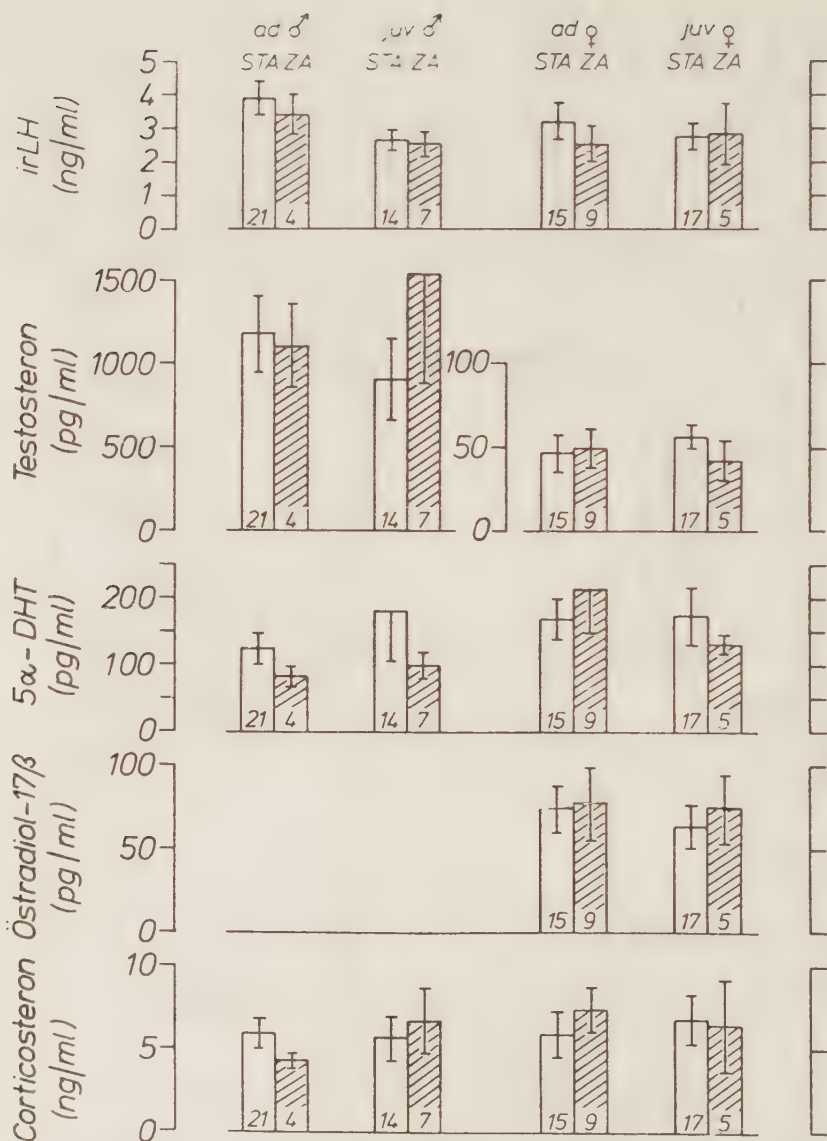


Abb. 13: Mittelwerte $\pm$ mittlere Fehler der Mittelwerte der Plasmakonzentrationen von Luteinisierendem Hormon (irLH), Testosteron, 5 α -Dihydrotestosteron, Östradiol-17 β und Corticosteron nach Geschlechtern, Alter und Stand- bzw. Zugvögeln getrennt ausgewertet. Zahlen in den Säulen: Anzahl der Meßwerte. Keiner der Unterschiede zwischen STA und ZA ist signifikant (t-Test).

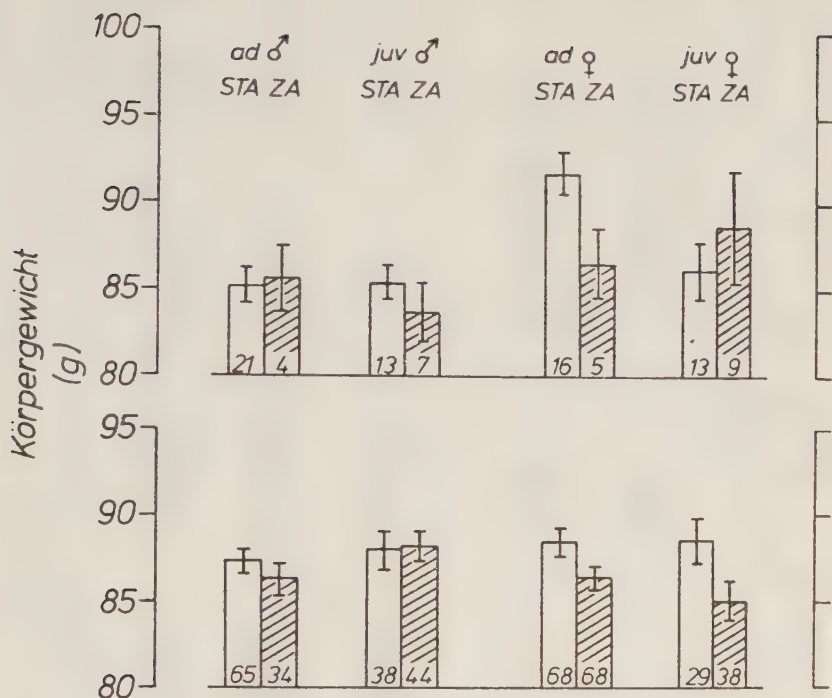


Abb. 14: Mittelwerte $\pm$ mittlere Fehler der Mittelwerte des Körpergewichts nach Geschlecht, Alter und Stand- bzw. Zugvögeln getrennt ausgewertet. Oben: Daten von Amseln, deren Hormonspiegel in Abb. 13 dargestellt sind; unten: Mittelwerte aus drei Untersuchungsjahren, Zahlen: N. Keiner der Unterschiede ist signifikant (t-Test).

3.2.4. Hormonelle Unterschiede im Herbst

Männchen:

LH und die Androgene Testosteron und 5α -DHT waren im Herbst nur in sehr niedrigen Konzentrationen nachzuweisen. Auch Corticosteron war im Vergleich zum Frühjahr nur in geringeren Mengen

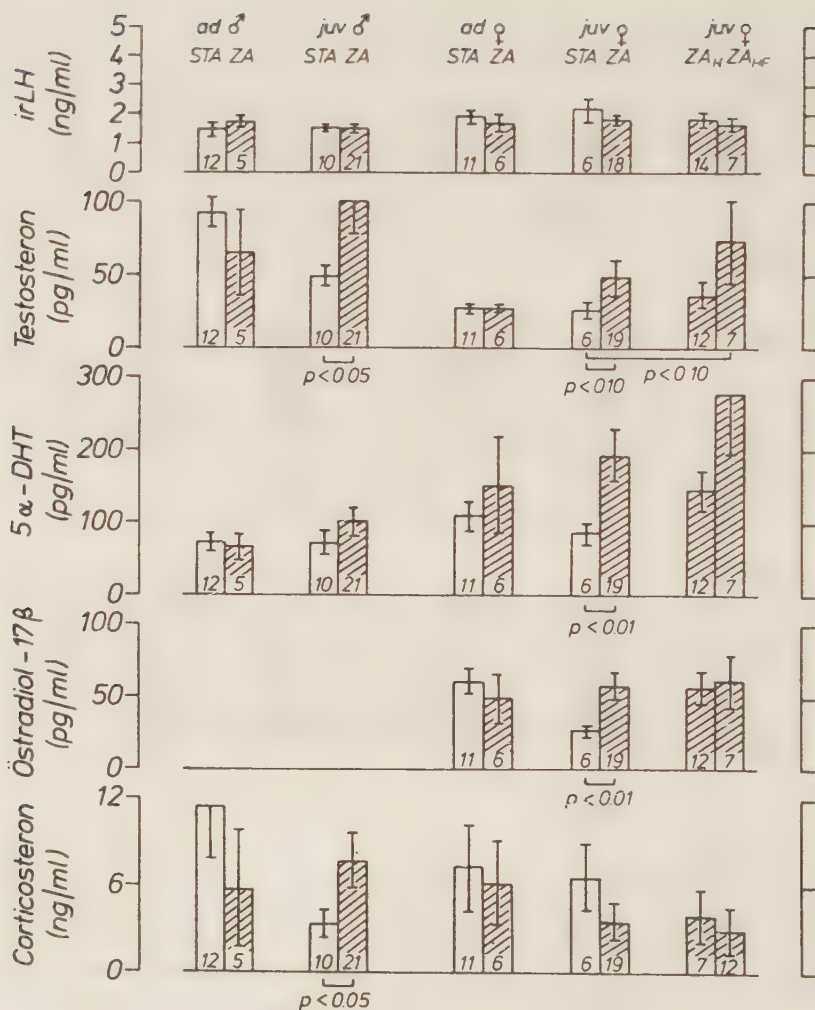


Abb. 15: Mittelwerte $\pm$ mittlere Fehler der Mittelwerte der Plasmakonzentrationen von Luteinisierendem Hormon, Testosteron, 5 α -Dihydrotestosteron, Östradiol-17 β und Corticosteron für Stand- und Zugvögel verschiedenen Geschlechts und Alters vor dem Herbstzug. Zahlen in den Säulen: Anzahl der Meßwerte; ZAH: Zugamseln, die im folgenden Frühjahr nicht im Brutgebiet beobachtet werden konnten. ZAHF: Zugamseln, die im folgenden Frühjahr im Brutgebiet beobachtet werden konnten. p-Werte: Irrtumswahrscheinlichkeiten für die Unterschiede zwischen den durch Klammern zusammengefaßten Mittelwerten (t-Test).

im Plasma festzustellen. Zwischen Alt- und Jungvögeln bestanden keine großen Unterschiede (Abb.9 und Abb.10). In Abb. 15 sind die Daten von September und Oktober nach dem Alter und Zug- bzw. Standvogelverhalten im darauffolgenden Winter ausgewertet. Unter STA wurden die Werte der Amseln zusammengefaßt, die im darauffolgenden Winter (1.11.77 bis 19.2.78) im Brutgebiet beobachtet oder gefangen worden sind, unter ZA die Daten jener Amseln, die im folgenden Winter (1.11.77 bis 19.2.78) nicht im Brutgebiet erfaßt worden sind.

Der Plasmaspiegel von LH (Abb.15 oben) bei den ♂ aller vier Gruppen war sehr niedrig und unterschied sich nicht zwischen STA und ZA. Dagegen war die Androgenproduktion bei den juvenilen ZA ♂ höher als bei den juvenilen STA ♂; der Unterschied im Testosterongehalt ist signifikant. Ebenso war der Corticosteronspiegel im Plasma der juvenilen ZA höher als bei den STA.

Weibchen:

Bei den ♀ fallen Unterschiede im Androgengehalt des Plasmas zwischen Alt- und Jungvögeln auf (Abb.11 und Abb.12). In Abb.15 wurden die Daten von September und Oktober nach dem Alter und dem Verhalten im folgenden Winter unterschieden. Im Gegensatz zu den ZA o konnten bei den juvenilen ZA ♀ zwei Untergruppen gebildet werden:

1. Weibchen, die nur im Herbst gefangen worden sind, nicht aber in der nächsten Brutzeit (ZAH).
2. Weibchen, die nach dem 19.2. wieder im Brutgebiet gefangen oder beobachtet werden konnten (ZAHF). Die ZAH-Gruppe enthielt sicher auch Vögel, die nach der Erfassung im Herbst gestorben sind und deshalb als ZA erfaßt wurden, während ZAHF mit höherer Wahrscheinlichkeit echte Zugvögel enthielt.

Die LH-Konzentration lag bei allen Gruppen auf einem sehr niedrigen Niveau und schien bei den STA etwas höher zu sein als bei den ZA. Der Testosterongehalt war bei allen adulten ♀ und den juvenilen überwinternden ♀ sehr gering, bei den juvenilen ziehenden ♀ war er ungefähr doppelt so hoch. Auch die Konzentration von 5α-DHT war bei den ZA erhöht, und bei der Gruppe der "reinen"

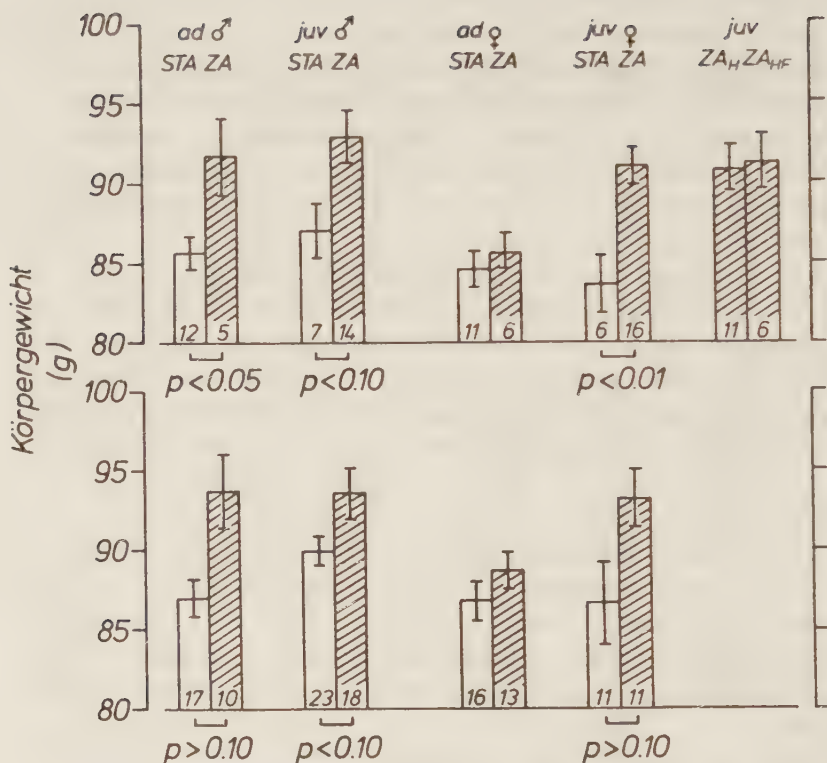


Abb. 16: Mittelwert $\pm$ mittlere Fehler der Mittelwerte des Körpergewichts im Herbst für Stand- und Zugvögel verschiedenen Geschlechts und Alters. Oben: Daten von Tieren, deren Hormonspiegel dargestellt sind. Unten: Daten von Tieren, die ihre Mauser abgeschlossen hatten. Zahlen in den Säulen: Anzahl der Meßwerte; p-Werte: Irrtumswahrscheinlichkeiten für die Unterschiede zwischen den durch Klammern zusammengefaßten Mittelwerten (t-Test).

Zugvögel (ZAHF) lag sie dreimal so hoch wie bei den juvenilen STA ♀. Der Plasmagehalt von Östradiol-17 β lag bei diesjährigen ziehenden ♀ höher als bei diesjährigen überwinternden ♀, während

bei den mehrjährigen Vögeln keine signifikanten Unterschiede auftraten und sich eher eine entgegengesetzte Tendenz andeutete. Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den ♂ hatten die juvenilen weiblichen ZA den niedrigsten Corticosterongehalt. Inwieweit Beziehungen zwischen verschiedenen Mauserstadien und den Hormonspiegeln bestanden, läßt sich nicht entscheiden, da für diese Analyse zu wenig Datenmaterial zur Verfügung stand.

3.2.5. Körpergewicht im Herbst

Die Mittelwerte der Körpergewichte der Amseln, von denen Hormondaten dargestellt sind, zeigt Abb.16 oben. Die Mittelwerte wurden aus den Daten von September und Oktober berechnet. Obwohl die Unterschiede zwischen Zug- und Standvögeln nur bei den adulten ♂ und juvenilen ♀ signifikant waren, deutet sich doch bei allen Gruppen an, daß die Zugvögel ein höheres Körpergewicht hatten als die Standvögel. Da eine Beziehung zwischen der Mauserintensität und dem Körpergewicht möglich ist, sind zusätzlich die Körpergewichte von Stand- und Zugvögeln, die ihre Mauser beendet hatten, dargestellt (Abb.16 unten). Als Kriterium dafür, daß die Mauser abgeschlossen war, wurde bei den Altvögeln die vollkommene Vermauserung der Handschwingen, bei den Jungvögeln der Abschluß der Kleingefiedermauser verwendet. Bei allen Gruppen lag das Körpergewicht der ZA höher als das der STA, jedoch war in keinem Falle der Unterschied signifikant. Höheres Körpergewicht korreliert mit dem Fettgehalt der Vögel (Biebach 1977), so daß angenommen werden kann, daß die ZA in Anpassung an den folgenden Zug Fett aufgebaut hatten.

3.3. Ökologische Unterschiede zwischen Stand- und Zugvögeln

3.3.1. Sangesbeginn und Territorialverhalten

Als Sangesbeginn wurde der Tag festgelegt, an dem von STA-♂ der erste volle Gesang zu hören war. 1977 und 1979 war dies der 10.2. bzw. 12.2., 1978 erst der 8.3.. 1977 und 1979 begannen die STA-♂ also 10 bzw. 8 Tage vor der angenommenen Ankunft der ZA Reviere durch Gesang zu markieren, 1978 dagegen erst ungefähr drei Wochen nach der Ankunft der ZA.

Die ersten Revierkämpfe zwischen den ♂ begannen 1977 am 18.2. und 1979 am 22.2., ungefähr zur Ankunftszeit der ZA. 1978 konnte ich die ersten auffälligen Kämpfe erst Anfang März beobachten. Es fiel auf, daß die Kämpfe häufig zwischen beringten und unberingten ♂ stattfanden. Es könnte sich daher um Territorialkämpfe zwischen etablierten STA und solchen ZA gehandelt haben, die versuchten, Reviere zu besetzen. In Fällen, in denen ein am Kampf beteiligtes ♂ als Revierbesitzer erkannt werden konnte, stellte ich anschließend nie fest, daß es sein Revier verloren hatte. Dies spricht für den Eindruck, daß ♂, die erst spät begannen, Territorien zu besetzen, wenig Chancen hatten, schon besetzte Reviere zu erobern.

3.3.2. Zusammensetzung der Brutpaare und Revierbesitz

Aus den Anteilen von Stand- und Zugvögeln an der Brutpopulation lassen sich die Chancen zur Fortpflanzung abschätzen, zu denen die unterschiedlichen winterlichen Strategien führen. Abb.17 zeigt die Zusammensetzung der Brutpaare zu Beginn der Brutzeit. Die Ergebnisse aus den 3 Untersuchungsjahren wurden zusammen ausgewertet, da zwischen den Jahren keine Unterschiede zu erkennen waren. Änderungen in der Paarzusammensetzung während der Brutzeit sind nicht berücksichtigt worden. 73 % aller Reviere waren von STA ♂ besetzt und nur bei 27 % der Paare war das ♂ Zugvogel. Bei den ♀ waren Stand- und Zugvogel mit 55 % bzw. 45 % nahezu gleich stark vertreten. Der hohe Anteil an Mischpaaren (STA/ZA) könnte einerseits darauf zurückgehen, daß STA ♀ und ZA ♀ gleich gute Chancen hatten, sich mit revierbesitzenden STA ♂ zu verpaaren, andererseits könnte sich darin die stärkere Neigung der ♀ zum Zugverhalten widerspiegeln. Eine dritte Erklärungsmöglichkeit wäre die Annahme einer höheren Mortalität der STA ♀ im Winter.

Die Altersstruktur der Brutpopulation ist aus Abb.18 zu entnehmen. Sowohl bei Stand- wie bei Zugvögeln war der Anteil der einjährigen Vögel sehr niedrig. Ein Vergleich mit der durch Fang ermittelten Altersstruktur der STA und ZA (Abb.4) ergibt, daß 67 % der im Winter als adulte STA erfaßten ♂ zur Brutzeit als Revierinhaber und Brutvögel beobachtet werden konnten. Von den

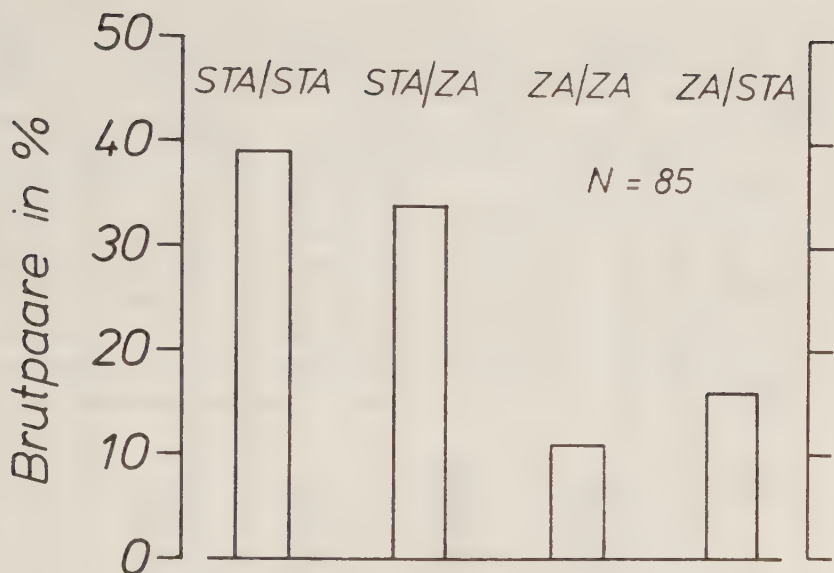


Abb.17: Brutpaarzusammensetzung der Population (Daten aus drei Untersuchungsjahren). Status des ♂ / Status des ♀.

adulten ZA ♂ wurden 50 % als Brutvögel gefunden. Für die einjährigen STA und ZA ♂ ergab sich ein Anteil von 21 % bzw. 9 % an der Brutpopulation. Bei den ♀ zeigte sich folgendes Bild: adulte STA ♀: 51 %; adulte ZA ♀: 51 %; juvenile STA ♀: 24 %; juvenile ZA ♀: 16 %. Unter der Annahme, daß alle als STA und ZA erfaßten Vögel im UG gebrütet hätten, wenn sich die Möglichkeit dazu geboten hätte, waren die Chancen für die männlichen Standvögel beider Altersklassen höher als für die Zugvögel. Die Chancen für adulte Stand- und Zugvogel ♀ waren gleich, während juvenile ZA ♀ den juvenilen STA ♀ unterlegen waren. Im Vergleich der Geschlechter

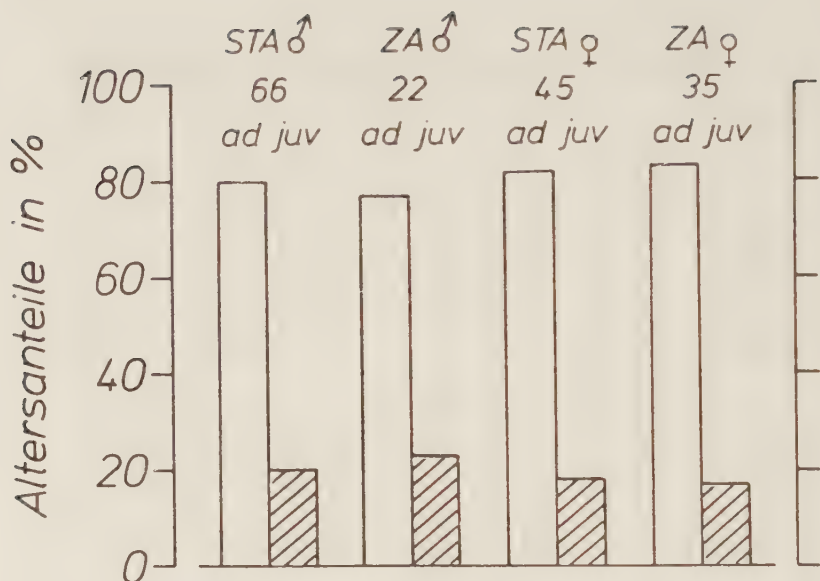


Abb. 18: Altersstruktur der Brutpopulation. Schraffiert: Anteil der einjährigen Vögel; unschraffiert: Anteil der mehrjährigen Vögel; Zahlen: Anzahl der Individuen (Daten aus drei Untersuchungsjahren).

wurden 47 % der männlichen und 43 % der weiblichen STA als Brutvögel gefunden, bei den Zugvögeln lagen die Anteile bei 24 % bzw. 37 %. Inwieweit die als im UG nichtbrütend festgestellten Stand- und Zugvögel außerhalb des UG brüten konnten oder ob sie von der Brut ganz ausgeschlossen waren, konnte nicht festgestellt werden. Zumindest von den im Winter erfaßten Standvögeln dürfte ein hoher Anteil in der Umgebung des UG gebrütet haben, da im UG im Winter durch Fallobst ein hohes Nahrungsangebot vorhanden war, das viele STA aus der Umgebung angezogen hatte.

3.3.3. Brutbeginn

Als Brutbeginn wurde die Ablage des ersten Eies definiert. In Tab.4 sind die Mediane des Brutbeginns für reine Standvogelpaare, Paare, in denen das ♂¹ Standvogel und das ♀ Zugvogel war, und für Paare, in denen das ♂¹ Zugvogel und das ♀ Stand- oder Zugvogel war, zusammengestellt. Es wurden nur Legedaten verwendet, wenn sichergestellt war, daß die Paare vorher noch keinen Brutversuch unternommen hatten, d.h. Nachgelege wurden nicht gewertet. ZA ♂¹ begannen signifikant später (U-Test, $p < 0.001$) mit der ersten Brut als STA ♂¹. Der Status des ♂¹ hatte einen entscheidenden Einfluß auf den Brutbeginn, da weibliche ZA, die mit einem STA ♂¹ verpaart waren, zur selben Zeit wie die ♀ reiner STA-Paare zu legen begannen, und sowohl STA als auch ZA ♀, die mit einem männlichen Zugvogel verpaart waren, ca. 1 Woche später ihr erstes Ei ablegten.

♂ / ♀	N	$\tilde{x}$
STA/STA	22	6.4.
STA/ZA	17	6.4.
ZA/ZA		
+	14	13.4.
ZA/STA		

Tab.4: Mediane der Legebeginne für Paare mit unterschiedlicher Zusammensetzung, Daten von 1977, 1978, 1979 zusammen ausgewertet.

3.3.4. Bruterfolg

Der Verlauf der Brutzeit konnte nur 1979 genau verfolgt werden, so daß die folgenden Aussagen nur auf ein Untersuchungsjahr beschränkt sind. Abb.19 oben zeigt die Zahl aller von März bis Juli 1979 gefundenen Gelege, deren Legebeginn bekannt war. In Abb.19 Mitte ist der Bruterfolg dieser Gelege dargestellt; er bezieht sich auf das Erreichen des Beringungsalters. Mit ca. 50 % lag der Bruterfolg zu Beginn der Brutzeit hoch und nahm aber dann ab. Erst Mitte Mai stieg er wieder an. Der Bruterfolg für verschiedene Zeiten der Brutperiode in Prozent des Gesamtbruterfolgs ist aus Abb.

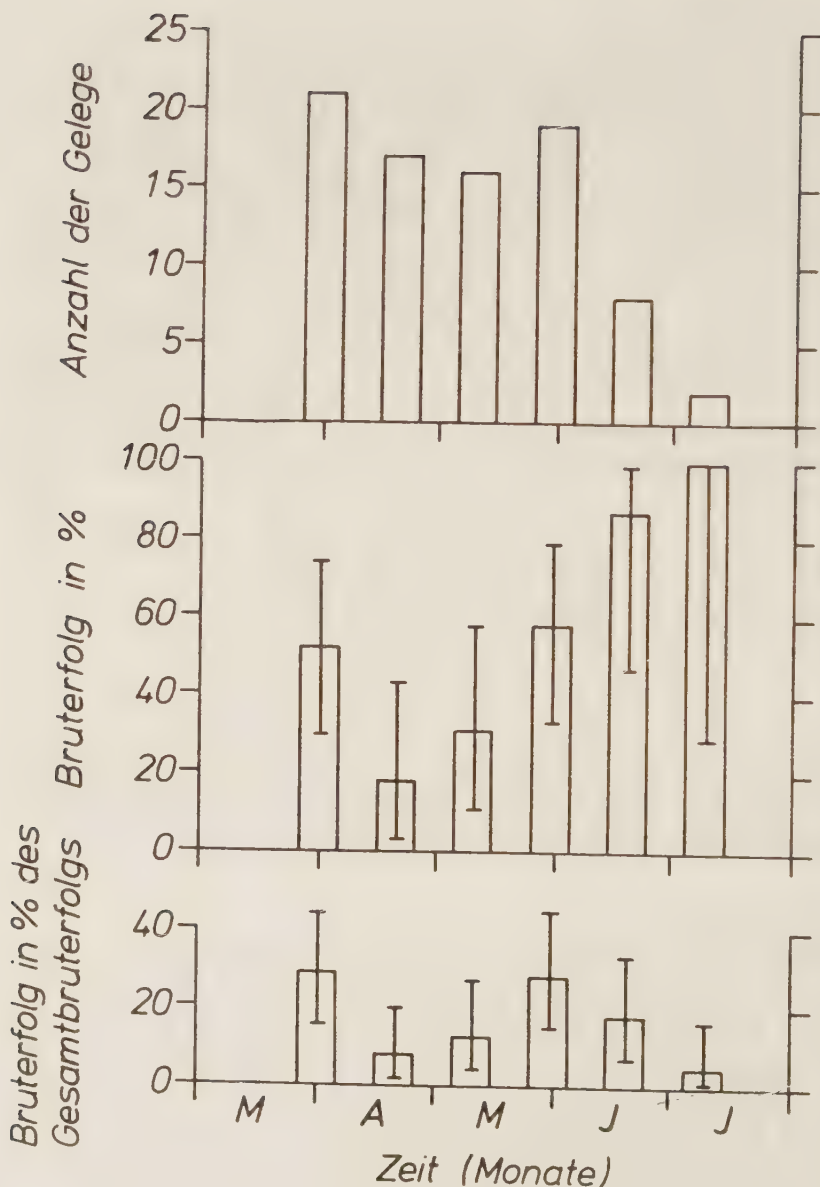


Abb. 19: Oben: Anzahl der im Laufe der Brutzeit gefundenen Gelege mit bekanntem Legebeginn für jeweils 20 Tage zusammengefaßt. Mitte: Bruterfolg dieser Gelege. Unten: Anteil der erfolgreichen Gelege am Gesamtbruterfolg.

19 unten zu entnehmen. Früher Brutbeginn war demnach sehr erfolgversprechend, während bei etwas späterem Brutbeginn die Erfolgchancen stark abnahmen und erst Mitte/Ende Mai wieder anstiegen. Da Brutpaare, deren ♂ Zugvögel waren, im Mittel ca. 1 Woche nach Brutpaaren mit STA ♂ mit der ersten Brut begannen, sollte man bei ihnen einen niedrigeren Bruterfolg erwarten. Unabhängig vom Status der ♀ lag der Bruterfolg der STA-♂-Paare für die gesamte Brutzeit bei 50 %, der von ZA-♂-Paaren nur bei ca. 35 % (Abb.20), jedoch ist der Unterschied nicht signifikant (Chi-Quadrat-Vierfeldertest $p > 0.05$).

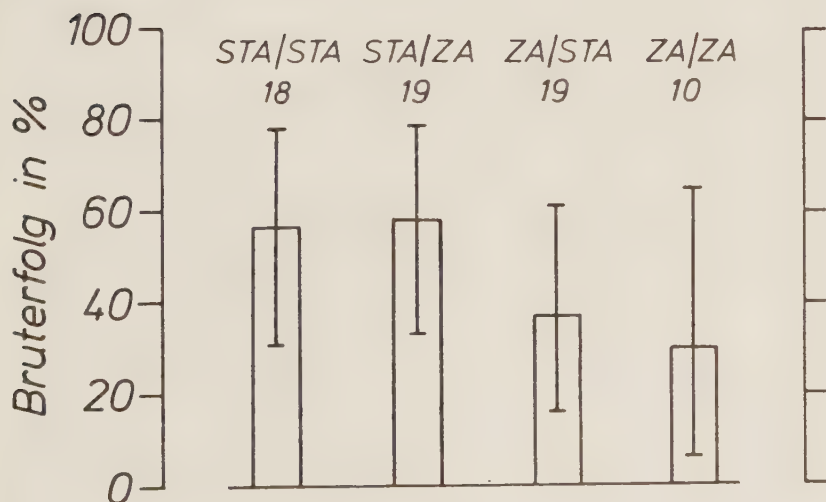


Abb.20: Gesamtbruterfolg der Gelege von Brutpaaren verschiedener Zusammensetzung, Status des ♂ / Status des ♀; Zahlen: Anzahl gefundener Gelege.

Es stellt sich die Frage, ob nur der unterschiedliche Brutbeginn für den etwas höheren Bruterfolg der Paare männlicher STA verantwortlich war, oder ob auch die Qualität des Brutterritoriums eine Rolle spielte. Während der Brutzeit entstand der Eindruck, daß Nester in der Nähe von Häusern einen wesentlich höheren Bruterfolg aufwiesen. Eine Einteilung des Brutgebietes in 1. bewohnte Flächen und Flächen, die täglich mehrmals von Menschen besucht wurden, und 2. unbewohnte Flächen, ergab einen signifikant unterschiedlichen (Chi-Quadrat-Vierfeldertest, $p < 0.001$) Bruterfolg von 83 % ($N = 30$) bzw. 29 % ($N = 58$). Der Anteil an STA ♂ und ZA ♂, deren Nester in den "bewohnten Flächen" lagen, betrug 75 % bzw. 25 %. Für die "unbewohnten Flächen" ergab sich ein Anteil von 62 % STA und 38 % ZA. Dies könnte als Hinweis auf Vorteile der STA in der Territoriumswahl gelten, die zu einem höheren Bruterfolg führen.

3.4. Hat Teilzug eine genetische Ursache?

Zur Überprüfung der Frage, ob das Auftreten von Stand- und Zugvögeln in meiner Amselpopulation eine genetische Ursache hat, wurde folgende Hypothese aufgestellt: Es gibt Allele für Stand- oder Zugvogelverhalten, die in der Population nicht zufallsverteilt bzw. bei allen Individuen gleich häufig vorhanden sind; vielmehr tragen Standvögel mehr "Standverhalten-Gene" und Zugvögel mehr "Zugverhalten-Gene". Es wurde davon ausgegangen, daß eine genetische Komponente des Teilzugs am ehesten bei den Jungvögeln zum Ausdruck kommen wird. Deshalb wurden solche Amseln als "genetische Stand- bzw. Zugvögel" definiert, die in ihrem ersten Lebensjahr die jeweils entsprechende Winterstrategie gezeigt hatten. Änderungen im Verhalten in späteren Wintern wurden nicht berücksichtigt. Brutpaare, bei denen beide Partner in diesem Sinne "genetische Standvögel" waren, sollten mehr Nachkommen mit Standvogelverhalten als mit Zugvogelverhalten erzeugen; bei Brutpaaren, bei denen beide Partner "genetische Zugvögel" waren, sollte das Verhältnis umgekehrt sein.

3.4.1. Material und Methode

1979 wurden 22 Nachkommen von 5 STA-Paaren (F_1 STA) und 15 Nachkommen von 3 ZA-Paaren (F_1 ZA) handaufgezogen. Bei 5 Nachkommen von zwei weiteren Paaren war ein Elternteil Standvogel, der andere Zugvogel (F_1 M). Nach dem Selbständigwerden wurden die Jungvögel einzeln in Registrierkäfigen, die sich in Außenvolieren befanden, gehalten, so daß die Vögel den natürlichen Licht- und Wetterbedingungen ihres Geburtsortes ausgesetzt waren. Die Versuchsvögel konnten sich gegenseitig nicht sehen. Ihre Hüpfaktivität wurde mittels einer von Mikroprozessoren gesteuerten Registrieranlage halbstündlich auf Lochstreifen gespeichert und später mit einer Computeranlage ausgewertet. Die Vögel wurden wöchentlich, später 14-tägig gewogen und auf ihren Mauserzustand untersucht. Zusätzlich wurden den Vögeln monatlich Blutproben entnommen; während der Zugzeit erfolgten Blutentnahmen auch in kürzeren Intervallen und zum Teil auch nachts. Der Einfluß der Blutentnahme auf die Aktivität der Vögel war geringfügig und wurde bei der Aktivitätsauswertung nicht berücksichtigt.

3.4.2. Ergebnisse

In Abb.21 sind die Mittelwerte des Körpergewichts und der Nachtaktivität der F_1 STA und F_1 ZA dargestellt. Beide Gruppen erreichten ihr maximales Körpergewicht während der Jugendmauser. Am Ende der Mauser verringerte sich das Körpergewicht, wobei die F_1 ZA weniger stark abnahmen als die F_1 STA. Das hohe Körpergewicht während der Mauser war nicht mit einer sichtbaren subkutanen Fettablagerung verbunden. Ein höherer Wassergehalt bedingt vermutlich die hohen Körpergewichte zu dieser Zeit (Newton 1968, Dolnik & Blyumenthal 1975). Nachtunruhe (Abb.21, oben) entwickelten die beiden Gruppen vor und gegen Ende ihrer Kleingefiedermauser. Wesentliche Unterschiede in der Nachtunruhemenge zeigten sich nicht. Für eine feinere Klassifizierung der Einzeltiere in Stand- und Zugvogel wurden zwei Kriterien gewählt:

1. Die Gesamtzahl aller halben Stunden mit nächtlicher Aktivität.
2. Der Körpergewichtsabfall nach der Sommermauser: die Einzelkurven des Körpergewichtsverlaufs zeigten, daß das Körpergewicht bei

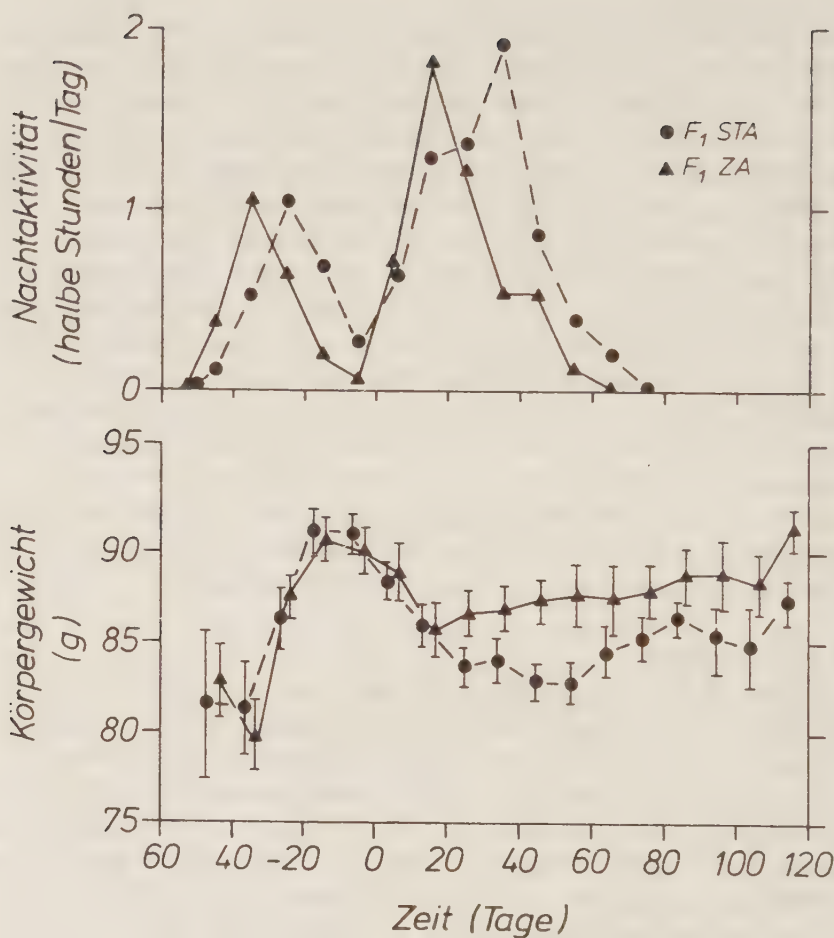


Abb. 21: Unten: Mittelwerte $\pm$ mittlere Fehler der Mittelwerte des Körpergewichts der Nachkommen von Standvögeln (Kreise) und Zugvögeln (Dreiecke). Oben: Nachtaktivität der beiden Gruppen. Tag 0: Zeitpunkt, zu dem der Mauserwert für die Kleingefiedermauser 75% des Endwertes erreicht hatte.

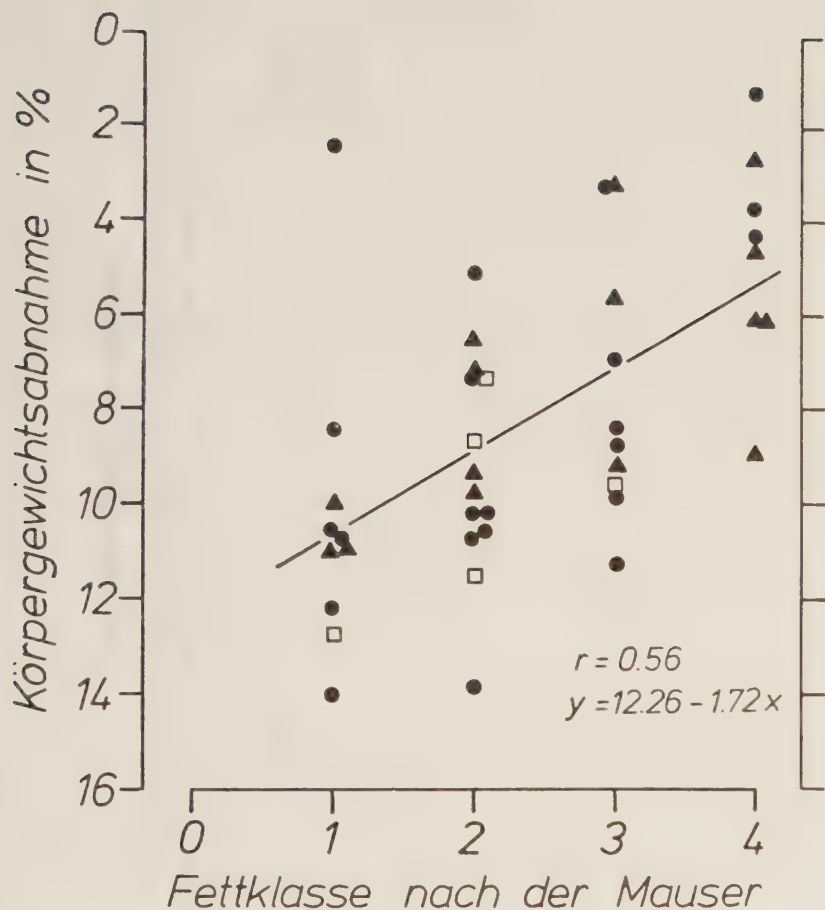


Abb. 22: Korrelation zwischen Körpergewichtsabnahme am Ende der Mauser und Depotfettauflagerung in der Furcula.

- 1 = kein sichtbares Fett vorhanden
- 2 = 1/3 der Furcula mit Fett gefüllt
- 3 = 2/3 der Furcula mit Fett gefüllt
- 4 = mehr als 2/3 der Furcula mit Fett gefüllt.

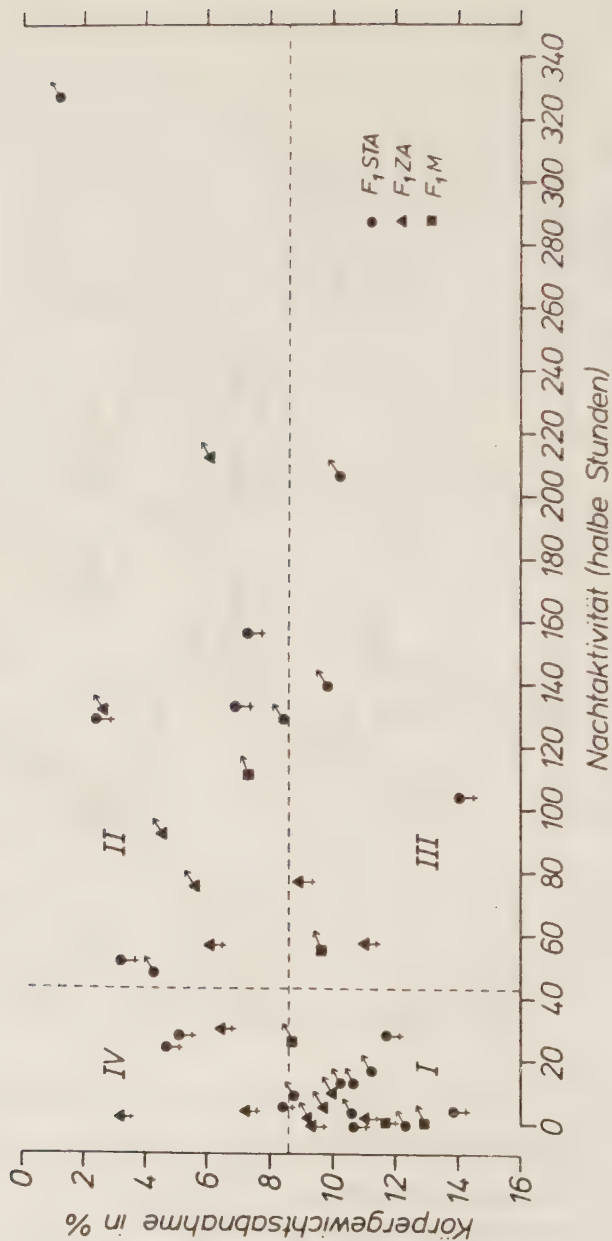


Abb. 23: Beziehung zwischen Nachtaktivität und Körpergewichtsabnahme nach der Mauser. Gestrichelt: Mediane der Körpergewichtsabnahme in Prozent des Maximalgewichtes während der Mauser und der Nachtaktivitätsmenge (weitere Erläuterung im Text).

manchen Individuen am Ende der Mauser stark, bei anderen weniger stark abnahm. Jene Individuen, die weniger an Gewicht verloren, lagerten mehr Fett an, wie Abb. 22 ($r = 0,56$; Signifikanz gegen 0: $p < 0,001$) zeigt. Die Gewichts Differenz zwischen dem höchsten Wert während der Mauser und dem Wert am Ende der Jugendmauser wurde deshalb als zweites Maß für die Zugdisposition gewählt. Ein starker Gewichtsabfall bedeutet also, daß der Vogel wenig Fett angelagert hatte und wenig zugbereit war. Ein geringer Gewichtsabfall bedeutet, daß der Vogel Fett angelagert hatte und zugdisponiert war.

Abb. 23 zeigt die Beziehung zwischen Nachtaktivitätsmenge und Körpergewichtsabnahme ($r = 0,29$; Signifikanz gegen 0: $p > 0,05$).

Zur Einteilung der Amseln in Stand- oder Zugvögel wurden die Mediane für die Anzahl halber Stunden mit Nachtaktivität und die Körpergewichtsabnahme berechnet (senkrechte bzw. waagrechte Linie in Abb. 23). Die sich ergebenden vier Quadranten bedeuten: Quadrant I: wenig Nachtaktivität, starke Gewichtsabnahme, also Standvogelverhalten; Quadrant II: viel Nachtaktivität, geringe Gewichtsabnahme, also Zugverhalten; Quadrant III: viel Nachtaktivität, aber große Gewichtsabnahme, Stand- oder Zugvogelverhalten?; Quadrant IV: wenig Nachtaktivität, aber geringe Körpergewichtsabnahme, Stand- oder Zugvogelverhalten?

Tab. 5a zeigt die Unterscheidung der Versuchstiere in Stand- oder Zugvögel auf Grund von Nachtunruhe. Das Ergebnis entspricht nicht der von der Genetik-Hypothese vorausgesagten Häufigkeitsverteilung. Wird als zweites Kriterium noch die Körpergewichtsabnahme hinzugenommen (Quadrant I - Standvögel; Quadrant II - Zugvögel), so ergeben sich die in Tab. 5b zusammengefaßten Verhältnisse:

Tabelle 5a Unterscheidung nach Nachtaktivität

Nachkommen	Standvogel		Zugvogel	
	(Quadrant I + IV)		(Quadrant II und III)	
F_1 STA	12	(55%)	10	(45%)
F_1 ZA	8	(53%)	7	(47%)
F_1 M	3	(60%)	2	(40%)

Tabelle 5b Unterscheidung nach Nachtaktivität und Körpergewicht

Nachkommen	Standvogel (Quadrant I)	Zugvogel (Quadrant II)
F ₁ STA	9 (56%)	7 (44%)
F ₁ ZA	5 (50%)	5 (50%)
F ₁ M	3 (75%)	1 (25%)

Tabelle 5c Unterscheidung nach Nachtaktivität bzw. Tagaktivität

Nachkommen	Standvogel	Zugvogel
F ₁ STA	11 (50%)	11 (50%)
F ₁ ZA	3 (20%)	12 (80%)
F ₁ M	3 (60%)	2 (40%)

Tabelle 5d Unterscheidung nach Nacht- bzw. Tagaktivität und Körpergewicht (ohne Quadrant III)

Nachkommen	Standvogel	Zugvogel
F ₁ STA	11 (58%)	8 (42%)
F ₁ ZA	3 (23%)	10 (77%)
F ₁ M	3 (75%)	1 (25%)

Tab. 5a - d: Anzahl und Prozentsätze der Nachkommen von Stand- und Zugvogelpaaren, denen nach verschiedenen Unterscheidungskriterien Standvogel- bzw. Zugvogelverhalten zugeordnet wurde. Nähere Erläuterung im Text.

Auch hier zeigt sich kein Unterschied im quantitativen Auftreten von Stand- oder Zugvogelverhalten zwischen den Nachkommen von Stand- bzw. Zugvögeln.

Die Amsel ist kein reiner Nachtzieher, vielmehr erstreckt sich ihre Zugaktivität oft bis in den frühen Morgen hinein (Dorka 1966).

Die hier als Maß für Zugaktivität herangezogene Nachtaktivität mag deshalb nicht bei allen Individuen die Zugbereitschaft widerspiegeln. Nach Berthold (1978) kann an Hand der Untersuchung des tagesperiodischen Aktivitätsmusters die Zugunruhe von tagziehenden Vogelarten bestimmt werden: während der artspezifischen Zugzeiten zeigen Tagzieher in den Vormittagsstunden einen stark erhöhten Aktivitätsgipfel, gegenüber Zeiten vor und nach diesem Zeitraum. Bei nahverwandten Standvögeln ist dieser Aktivitätsanstieg nicht zu registrieren. Um die Möglichkeit zu untersuchen, daß die Morgenaktivität zum Teil Zugunruhe widerspiegelt, wurde das tagesperiodische Muster der Hüpfaktivität untersucht.

In Abb. 24 ist der Tagesgang der lokomotorischen Aktivität für Vögel aus Quadrant I ("Standvögel"), Quadrant IV (möglicherweise tagziehende Zugvögel) und Quadrant II ("nachtziehende Zugvögel") während der Mauserzeit (1.9. - 10.9.), während der artspezifischen Zugzeit (1.10. - 10.10.) und nach dem Herbstzug (21.11. - 30.11.) dargestellt. Bei den Vögeln aus Quadrant IV stieg die morgendliche Aktivität während der artspezifischen Zugzeit stark an, während sich das Aktivitätsmuster der Vögel aus Quadrant I nicht änderte. Für alle Amseln, deren Nachtunruhemengen kleiner als der berechnete Median waren, wurden deshalb Mittelwerte der Tagaktivität über 10 Tage berechnet. Bei einzelnen Individuen stieg nach der Mauser die morgendliche Aktivität stark an und fiel Ende Oktober, Anfang November wieder ab. Andere Individuen hatten dagegen eine annähernd gleichbleibende morgendliche Aktivitätsmenge. Die Differenz zwischen morgendlichem Aktivitätsgipfel in der ersten Septemberdekade (während der Jugendmauser) und dem höchsten Wert in einer der nachfolgenden Dekaden bis Anfang November (Ende der artspezifischen Zugzeit) wurde als Maß für Tagzug gewertet. Der Median der prozentualen Zunahme berechnete sich auf 89%. Alle Individuen, die zwar keine Nachtaktivität, aber nach der Mauser einen prozentualen Anstieg des morgendlichen Aktivitätsgipfels von mehr als 89% zeigten, wurden als Zugvögel betrachtet, deren Zugbereitschaft sich in einer erhöhten Morgenaktivität zeigte. Alle Tiere, deren Aktivitätsanstieg kleiner als der Median war, wurden als Standvögel klassifiziert. Da die drei F_1 ZA aus Quadrant IV (Abb. 23) einen

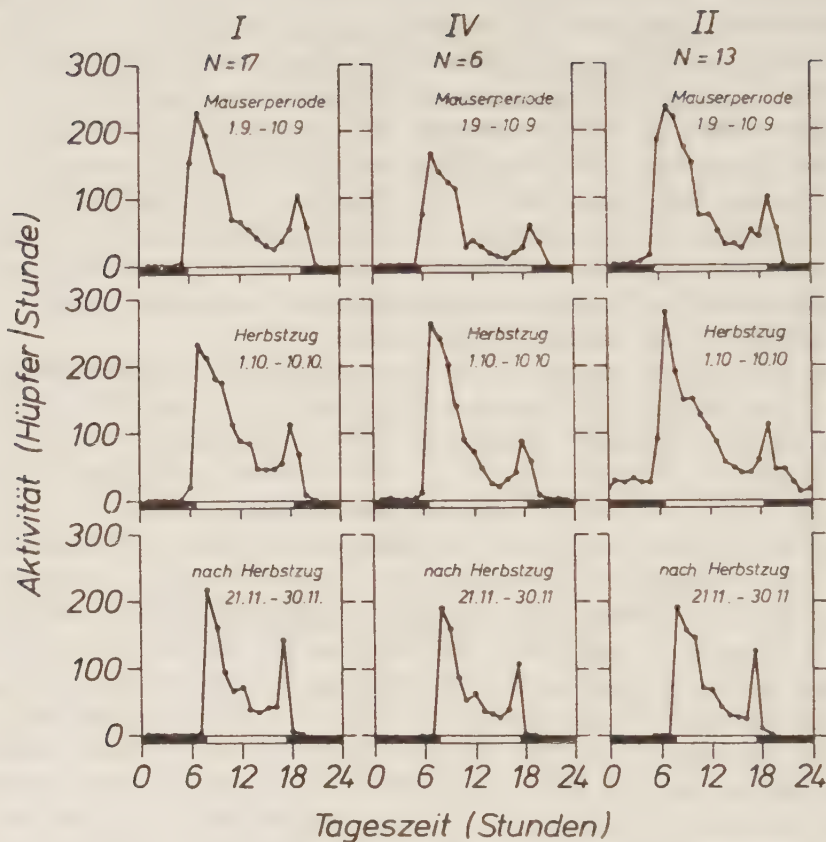


Abb. 24: Tagesperiodisches Aktivitätsmuster vor, während und nach dem Herbstzug für Vögel der Quadranten I, IV und II in Abb.23. Schwarze Balken: Nachtzeit; offene Balken: Lichtzeit einschließlich bürgerlicher Dämmerung. (Nähere Erläuterung im Text)

Aktivitätsanstieg von weit mehr als 89% zeigten, wurden sie zu den Zugvögeln gerechnet. Die drei F₁STA aus Quadrant IV hatten Aktivitätsanstiege, die kleiner als 89% waren und wurden deshalb zu den Standvögeln gezählt. Außerdem mußten ein STA-Nachkomme und zwei ZA-Nachkommen aus Quadrant I auf Grund ihres hohen Aktivitäts-

anstieges zu den Zugvögeln gruppiert werden. In Tab. 5c sind die sich ergebenden Anteile an Stand- und Zugvögeln nach einer Unterscheidung auf Grund von Nachtaktivität und Tagaktivität dargestellt. Obwohl sich andeutet, daß sich mehr F_1 ZA als F_1 STA nach diesen Kriterien wie Zugvögel verhielten, sind die Anteile an Stand- und Zugvögeln bei den F_1 STA und F_1 ZA nicht signifikant verschieden (Exakter Fischertest $p > 0.20$). Die Einteilung nach beiden Kriterien, Aktivität und Körpergewichtsabnahme, bei der nur Vögel mit Nachtunruhe bzw. mit erhöhter Morgenaktivität und mit geringer Körpergewichtsabnahme als Zugvögel klassifiziert wurden (Gruppe III entfällt), während Vögel ohne Nachtunruhe bzw. ohne erhöhte Morgenaktivität und mit starker Gewichtsabnahme als Standvögel bezeichnet wurden, ergibt Tab. 5d. Aber auch bei diesem Verfahren sind die unterschiedlichen Anteile noch nicht signifikant (Exakter Fischertest $p < 0.10$).

Nachkommen:	Standvögel	Zugvögel
F_1 STA		
♂	7 (70%)	3 (30%)
♀	4 (44%)	5 (56%)
F_1 ZA		
♂	2 (29%)	5 (71%)
♀	1 (17%)	5 (83%)
F_1 M		
♂	2 (67%)	1 (33%)
♀	1 (100%)	0
Gesamt		
♂	11 (55%)	9 (45%)
♀	6 (38%)	10 (62%)

Tabelle 6: Anzahl und Prozentsätze der nach Geschlechtern unterschiedenen Nachkommen von Stand- und Zugvogelpaaren, denen auf Grund der Unterscheidung nach Nacht- bzw. Tagaktivität und Körpergewicht (analog zu Tab. 5d) Standvogel- bzw. Zugvogelverhalten zugeordnet wurde.

Das Auftreten von Stand- oder Zugverhalten nach Geschlechtern getrennt zeigt Tab.6. Die stärkere Neigung der ♀ zum Zugverhalten sowie Unterschiede zwischen F_1 STA und F_1 ZA sind nicht signifikant (Exakter Fischertest $p > 0.20$).

4. DISKUSSION

4.1. Alters- und Geschlechtsabhängigkeit von Stand- und Zugverhalten

Die Ergebnisse über die Altersstruktur von STA und ZA stimmen zumindest beim männlichen Geschlecht mit der allgemeinen Beobachtung überein, daß in teilziehenden Populationen Jungvögel mehr zum Zug neigen als Altvögel (Lack 1944, 1968). Bei den weiblichen Stand- und Zugvögeln unterschieden sich jedoch die Altersanteile nicht (Abb. 4). Andererseits waren 80% der auf dem Herbstzug am Col de Bretolet gefangenen Amseln beider Geschlechter Jungvögel (nach Daten der Vogelwarte Sempach, Schweiz). Auch während des Herbstzuges auf Helgoland gefangene Amseln waren im männlichen Geschlecht zu 65% und im weiblichen Geschlecht zu 63% Jungvögel. Auf dem Frühjahrzug jedoch lag der Prozentsatz an Jungvögeln mit 58% bzw. 48% niedriger als auf dem Herbstzug (Drost 1935). Drost erklärt diese Abnahme mit einer höheren Mortalität der Jungvögel als der Altvögel auf dem Zug und im Winterquartier. Dies könnte auch zu den relativ niedrigen Anteilen an juvenilen ZA führen, die in der vorliegenden Untersuchung festgestellt wurden. Andererseits schien bei ziehenden ♀ eine Tendenz vorzuliegen, auch in höherem Alter wieder zu ziehen, während bei den ♂ die Neigung zum Zug mit steigendem Alter abnahm (Abb. 6). Daraus ergeben sich ebenfalls höhere Altvogelanteile bei den ziehenden ♀.

In teilziehenden Populationen verlassen mehr ♀ als ♂ im Herbst das Brutgebiet (Lack 1944, 1968). Mit der in dieser Untersuchung angewandten Methode der Bestimmung von Stand- und Zugvögeln konnte eine unterschiedliche Winterstrategie zwischen den Geschlechtern nicht bestätigt werden (Abb. 5). Auch das Geschlechterverhältnis der am Col de Bretolet während des Herbstzuges gefangenen Amseln, das bei 55% ♂ und 45% ♀ lag, spricht gegen eine stärkere Zugbereitschaft der ♀ (nach Daten der Vogelwarte Sempach, Schweiz). Andererseits betrug auf Helgoland der ♀-Anteil ziehender Amseln im Herbst und Frühjahr 59% bzw. 66% (Drost 1935) und 57% bzw. 59% (Mulsow 1977).

Die Untersuchung der Zusammensetzung der Brutpaare ergab, daß 25% der ♂ und 44% der ♀ Zugvögel waren. Daraus könnte geschlossen

werden, daß mehr ♀ als ♂ am Zug beteiligt sind. Jedoch waren die Möglichkeiten, sich als Brutvogel zu etablieren, für männliche Zugvögel geringer als für weibliche. Die Anteile von ziehenden ♂ und ♀ in der Brutpopulation spiegeln deshalb nicht die wahren Verhältnisse an der Beteiligung am Zug wider. Außerdem ist die Brutplatztreue bei weiblichen Amseln geringer ausgeprägt bzw. ihre Dispersion größer (Grennwood & Harvey 1976), so daß sich auch deshalb ein scheinbar höherer Anteil an ziehenden ♀ in der Brutpopulation ergeben könnte.

Stand- oder Zugverhalten eines Individuums in verschiedenen Jahren konnte bei Singammern *Melospiza melodia* (Nice 1937) und Spottdrosseln *Mimus polyglottus* (Brackbill 1956) beobachtet werden, und auch bei Staren *Sturnus vulgaris* (Kessel 1953) gibt es dafür Hinweise. Die Beobachtungen von Nice (1937) an einer Singammerpopulation und die vorliegenden Daten von der Amsel zeigten, daß der Wechsel vom Stand- zum Zugvogel relativ selten vorkam. Dagegen trat die Umstellung vom Zug- zum Standvogel häufig auf. In der hier untersuchten Amselpopulation deutete sich an, daß ziehende ♂ öfter als ziehende ♀ ihr Zugverhalten aufgaben und daß eine Altersabhängigkeit vorlag. Von Jahr zu Jahr wechselnde Strategien eines Individuums und die altersabhängige Abnahme der Zugbereitschaft sprechen gegen die Annahme, daß nur genetische Faktoren das Zug- bzw. Standverhalten der Individuen einer teilziehenden Population bestimmen. Die Alternativhypothese, die besagt, daß bei allen Vögeln einer teilziehenden Population Zugbereitschaft latent vorliegt (Nice 1937) und der Zug durch Umweltbedingungen ausgelöst werden kann, ist mit diesen Beobachtungen vereinbar.

4.2. Physiologische Unterschiede im Frühjahr

Hormonelle Steuerung der Gonadenentwicklung

Die Brutzeit erfordert physiologische und hormonelle Umstellungen des Organismus wie auch Änderungen des Verhaltens. Die auffallendsten Ereignisse bei den ♂ sind Wachstum und Reifung der Gonaden sowie Gesang und Revierverhalten. Der wichtigste hormonelle Steuervorgang für die Hodenentwicklung ist eine erhöhte

Sekretion der Gonadotropine LH und FSH durch die Hypophyse. LH regt die Leydig'schen Zellen der Hoden zur Produktion von Testosteron an, das dann zusammen mit FSH die Spermatogenese induziert (Brown et al. 1975; Brown & Follett 1977; Maung & Follett 1977; Follett & Maung 1978).

Juvenile männliche ZA hatten gegenüber den STA verzögertes Hodenwachstum, obwohl sie sich im LH-Gehalt von den juvenilen STA nicht unterschieden. Zugleich war ihre Testosteronproduktion zum Teil sehr hoch. Ursache dafür könnte sein, daß die Sensitivität der Leydig'schen Zellen auf LH bei kleinen, im Beginn des Wachstums stehenden Hoden größer ist und im Laufe der Entwicklung abnimmt. Ein derartiger Mechanismus wurde für die Änderung der Beziehung von LH und Testosteron im Laufe des Hodenwachstums vorgeschlagen (Purvis & Hansson 1978; Ishii et al. im Druck).

Unterschiedliches Gonadenwachstum bei ziehenden und seßhaften Rassen einer Art wurde bei *Zonotrichia leucophrys* (Blanchard 1941) und *Junco oregano* (Wolfson 1942) festgestellt. Entsprechend konnte Berthold (1969) zeigen, daß sich bei *Sturnus vulgaris*, *Erithacus rubecula*, *Fringilla coelebs* und *Phylloscopus collybita* verschiedene Populationen je nach Ausprägung ihres Zugtriebes in der Gonadenentwicklung, im maximalen Hodenvolumen und in der Dauer der Gametenbildung unterschieden. Hemmwirkungen des Zuges auf die Gonadenentwicklung sowie das Ausbleiben von Reizen, die erst im Brutgebiet wirken, könnten diesen negativen Zusammenhang zwischen Zug und Gonadenentwicklung erklären. Da in der vorliegenden Untersuchung nur die einjährigen männlichen ZA verzögertes Hodenwachstum zeigten, dagegen adulte ziehende σ sich wenigstens in der Gonadengröße nicht von überwinternden adulten σ unterschieden, kann eine direkte Hemmungswirkung des Zuges auf das Hodenwachstum ausgeschlossen werden. Es liegt vielmehr die Annahme nahe, daß eine Beziehung zwischen der sozialen Situation des Individuums im Brutgebiet und seiner Gonadenentwicklung besteht.

Der niedrige LH-Gehalt bei juvenilen σ könnte mit dem Fehlen von Reizen, die vom Besitz eines Reviers und eines Partners ausgehen, erklärt werden. Sowohl bei den STA als auch bei den ZA besaßen nur 20 % bzw. 23 % männliche Jungvögel zu Beginn der Brut-

zeit Reviere und waren verpaart. Für eine solche Beziehung spricht auch die Beobachtung, daß bei Staren, die in Versuchsgruppen gemischten Geschlechts gehalten werden, die Hoden der ♂ im Langtag stärker wachsen als die Hoden der ♂ in reinen ♂-Gruppen (Burger 1953) und daß männliche Sperlinge schnelleres Hodenwachstum zeigen, wenn sie Nester im Käfig vorfinden (Poli-karpova 1940).

Andererseits wurde kürzlich bei *Agelaius phoeniceus* eine Beziehung zwischen aggressivem Verhalten und einer Abnahme von LH festgestellt (Harding & Follett 1979). Die häufigen Revierkämpfe nach Ankunft der ZA und die Unterlegenheit der ZA könnte eine Verminderung der Gonadotropinausschüttung zur Folge haben, die das Gonadenwachstum verzögert oder sogar zu einer Degeneration der Fortpflanzungsfunktionen führen könnte. Da FSH das Hodenwachstum steuert, kann von den kleineren Hoden der ZA ♂ auch auf eine gehemmte FSH-Abgabe der Hypophyse geschlossen werden.

Testosteron ist an der Kontrolle des aggressiven Verhaltens beim männlichen Geschlecht beteiligt (Übersicht bei Brain 1978; Temple 1974; Wingfield & Farner 1978a, b; Moss et al. 1979; Searcy & Wingfield 1980). Bei den männlichen Amseln konnten erste Revierkämpfe gerade zu dem Zeitpunkt beobachtet werden, zu dem die Testosteronkonzentration ihr erstes Maximum erreichte. Aus dem Beginn der Revierkämpfe nach Rückkehr der ZA und der Beobachtung, daß an den Kämpfen oft unberingte juvenile ♂ beteiligt waren, läßt sich möglicherweise schließen, daß die hohen Testosteronspiegel der juvenilen ♂ mit starker Aggressivität korreliert sind. Bei *Agelaius phoeniceus* wurde jedoch festgestellt, daß die Androgenspiegel aggressiver ♂ im Vergleich zu futtersuchenden o variabler sind (Harding & Follett 1979).

Die letzten Reifungsstadien des Ovars der ♀ beginnen erst, wenn ihr neuroendokrines Kontrollsystem zusätzlich zur Photoperiode wichtige Informationen aus der Umwelt empfängt. Solche Reize gehen von einem territorialen ♂ und dessen Balzverhalten, einem Nistplatz und geeigneten Futterquellen für die Produktion der Eier und die Aufzucht der Jungen aus (Kerm 1972; Wingfield 1980; Wingfield & Farner 1980). In Einklang mit ähnlichen Ergeb-

nissen bei anderen Arten (Donham et al. 1976; Goldsmith & Williams 1980; Dittami 1981) erreichten die Amselweibchen ihre höchsten LH-Werte später als die ♂. Eine Beziehung zwischen der jeweiligen Winterstrategie der ♀ und dem hormonellen Geschehen zur Steuerung der Oocytenentwicklung vor der Brutzeit konnte nicht gefunden werden. Da LH-Anstiege erst während der Legephase, korreliert mit der Ovulation, auftreten (z.B. Etches & Cunningham 1977; Johnson & van Tienhoven 1980), ist es nicht verwunderlich, daß vor der Brutzeit keine wesentlichen Unterschiede im Plasmagehalt von LH zwischen ZA ♀ und STA ♀ gefunden werden konnten. Östradiol, das sowohl an der Entwicklung des Oviduktes (Yu & Marquardt 1973a,b,c) als auch an der Ovulation beteiligt ist, war ebenfalls bei allen Gruppen vor der Brutzeit in gleicher Konzentration vorhanden. Die Plasmaspiegel von Testosteron und 5 α -DHT, die auch mit der Ovulation in Beziehung stehen (Johnson & van Tienhoven 1980), waren vor der Brutzeit bei sesshaften und ziehenden ♀ beider Altersklassen nahezu gleich. Diese Ergebnisse sowie die Beobachtung, daß der Legebeginn unabhängig von der jeweiligen Winterstrategie der ♀ war, legen den Schluß nahe, daß bei den ♀ keine wesentlichen Einflüsse des Stand- bzw. Zugverhaltens auf das hormonelle Geschehen vor der Brutzeit bestehen.

Corticosteron:

Der jahresperiodische Verlauf der Plasmakonzentration von Corticosteron bei der Amsel stimmte weitgehend mit histologischen Befunden über die jahreszeitliche Aktivität der Nebennierenrinde von Standvögeln überein (Burger 1938; Moens & Coessens 1970; Silverin 1978). Eine Untersuchung der in vitro - Produktion von Corticosteron durch die Nebennieren von Zugvögeln während der Zugzeit und durch die Nebennieren von Standvögeln während der selben Zeit ergab für Zugvögel höhere Werte (Pészely 1976). Auch bei ♂ von *Zonotrichia* wurden während des Frühjahrszuges stark erhöhte Corticosteronspiegel gemessen (Wingfield & Farner 1978a). Zwischen den Zug- und Standvögeln bei der Amsel konnten jedoch nach der Ankunft der ZA im Brutgebiet keine wesentlichen Unterschiede im Plasmagehalt von Corticosteron festgestellt werden.

Dies könnte daran gelegen haben, daß Corticosteron nur während des Zuges erhöht war, die ZA aber erst nach ihrer Ankunft im Brutgebiet erfaßt worden waren. Andererseits ist aber auch denkbar, daß die Corticosteronausschüttung durch eine Reihe von Faktoren beeinflusst wurde (Phillips & Holmes 1976), die hier nicht erfaßt werden konnten.

Körpergewicht

Bei den ♂ bestanden keine Beziehungen zwischen der jeweiligen Winterstrategie und dem Körpergewicht vor der Brutzeit. Dagegen schien das Körpergewicht der weiblichen Standvögel im Mittel etwas höher zu sein als das der weiblichen Zugvögel. Darin könnte eine bessere Vorbereitung auf das Brutgeschäft der im Brutgebiet überwinternden ♀ zum Ausdruck kommen. Ihre längere Anwesenheit im Brutrevier oder auch eine bessere Kenntnis geeigneter Futterquellen könnte eine optimale Körpergewichtsentwicklung zur Folge haben. Turmfalken ♀ mit höherem Gewicht vor der Brutzeit legen größere Gelege als ♀ mit niedrigerem Körpergewicht (Daan, mündl. Mitteilung). Würde diese Korrelation zwischen Körpergewicht vor der Brutzeit und Gelegegröße auch bei der Amsel bestehen, so wäre damit für die ♀ ein selektiver Vorteil der Winterstrategie des "im Brutgebiet Bleibens" gegeben.

4.3. Ökologische Unterschiede im Frühjahr

Revierbesitz und Zusammensetzung der Brutpaare

Territorialität zur Fortpflanzungszeit steht in engem Zusammenhang mit der Begrenzung der Populationsgröße (z.B. Wynne - Edwards 1962; von Haartman 1968; Brown 1969). Die Untersuchungen von Snow (1958), Jackson (1954) und Morley (1937) in England zeigten, daß adulte Amseln ihre Reviere im Winter beibehalten und daß die Brutpaare zusammenbleiben oder sich schon im Winter bilden. Juvenile ♂ versuchen im Herbst oder frühen Winter Reviere zu beziehen, was eine wesentliche Voraussetzung dafür ist, im Frühjahr einen Brutpartner zu besitzen (Snow 1956). In der von mir untersuchten Population hatten im Brutgebiet überwinternde ♂ höhere Chancen, zur Brutzeit Reviere zu besitzen. Für mehrjährige

überwinternde und ziehende ♀ waren die Möglichkeiten, sich mit einem territorialen ♂ zu verpaaren, nahezu gleich; dagegen waren sie für einjährige weibliche Zugvögel geringer als für weibliche Standvögel gleichen Alters. Da die Standvögel der Brutpopulation im Winter in der Nähe ihres späteren Brutreviers gefangen oder beobachtet werden konnten, liegt die Annahme nahe, daß sie ihre potentiellen Brutreviere im Winter schon besetzt hielten. Auch der Beginn von Gesang und Balzverhalten vor Ankunft der Zugvögel spricht für einen zeitlichen Vorteil der Standvögel in der Revierbesetzung und Paarbildung. Fortpflanzungsverhalten der Standpopulation vor Ankunft der Zugvögel wurde auch bei Goldhähnchen *Regulus regulus*, Nebelkrähe *Corvus corone cornix* (von Haartman 1968), Grünfinken *Carduelis chloris*, Goldammern *Emberiza citrinella* (Hilden & Linkola 1962), Singammern *Melospiza melodia* (Nice 1937) und Eiderenten *Somateria m. melissima* (Milne & Robertson 1965) beobachtet.

Territorialität kann zum Ausschluß eines Teils der Population vom Brutgeschäft führen, was unter anderem auch bei Amselpopulationen gezeigt worden ist (Snow 1958; Ribaut 1964). Inwieweit juvenile Zugvögel der Untersuchungspopulation von der Brut ausgeschlossen waren, ließ sich nicht feststellen, da sie möglicherweise außerhalb des UG zur Brut kamen. Jedenfalls sprechen die kleineren Hoden, die gehemmte hormonelle Aktivität der Hypophyse sowie die Altersstruktur der Brutpopulation für einen weitgehenden Ausschluß. Adulte ziehende ♂ waren den juvenilen ziehenden ♂ im Reviererwerb überlegen. Ihre Rückkehr in früher von ihnen besetzte Territorien oder ihre Dominanz über die Jungvögel könnte Ursache dafür sein. Dominantes Verhalten der Altvögel über die Jungvögel wurde an der untersuchten Population beobachtet (Lundberg & Schwabl in Vorb.).

Im hohen Anteil an Mischpaaren zwischen männlichen Standvögeln und weiblichen Zugvögeln kommen die gleich hohen Chancen für Zugvögel weiblichen Geschlechts, einen Brutpartner zu finden, zum Ausdruck. Hierfür mögen folgende Gründe verantwortlich sein:

1. Es ziehen mehr ♀ als ♂ der Population. Dies konnte jedoch auf Grund der Fangzahlen nicht bestätigt werden. Allerdings war der Anteil an ziehenden Altvögeln bei den ♀ größer.

2. Die weiblichen Zugvögel sind den weiblichen Standvögeln in der Partnerwahl überlegen. Dagegen spricht aber, daß die Paarbildung zwischen überwinternden Amseln schon vor Ankunft der Zugvögel erfolgte.
3. Eine hohe Mortalität der überwinternden ♀ führt zu ledigen Standvögel ♂. Dafür sprechen die Dominanz von ♂ über ♀ bei winterlicher Nahrungsknappheit (Lundberg & Schwabl in Vorb) und die Beobachtung, daß bei extremen Verhältnissen im Winter ♀ eine höhere Mortalität als ♂ zeigten (Schwabl unveröffentl.).
4. Die geringere Brutplatztreue der ♀ (Grenwood & Harvey 1976) führt zu einem scheinbar höheren Anteil an weiblichen Zugvögeln an der Brutpopulation.

Brutbeginn und Bruterfolg

Da weibliche Stand- und Zugvögel, die mit überwinternden ♂ verpaart waren, zur gleichen Zeit zu legen begannen, schienen die verschiedenen Winterstrategien der ♀ wenig Einfluß auf ihre Fortpflanzungsphysiologie zu haben. Demgegenüber beeinflusste die Strategie des ♂ den Legebeginn des ♀. Unabhängig von ihrem Status begannen ♀, die mit einem Zugvogel verpaart waren, später mit der Eiablage. Physiologisch war nur bei juvenilen ziehenden ♂ eine gegenüber den Standvögeln verminderte gonadotrope Hypophysenaktivität festzustellen, bei den adulten ♂ bestanden keine Unterschiede. Die Zeit, die ziehende ♂ benötigen, um ihre Revier zu etablieren und sich zu verpaaren, könnte bei der Verzögerung der Eiablage eine Rolle gespielt haben.

Da die Amsel mehrere Bruten macht, bleibt nach einem frühen Brutbeginn mehr Zeit für weitere Bruten, was zur Aufzucht von mehr Nachkommen in der gesamten Brutzeit führen dürfte. Darin liegt ein selektiver Vorteil der Winterstrategie des Dableibens. Zusätzlich schien der Bruterfolg bei Paaren, deren ♂ überwintert hatten, höher zu sein als bei Paaren, deren ♂ Zugvögel waren. Zwei Ursachen können dafür angegeben werden:

1. Der gegenüber Zugamseln frühere Brutbeginn der Standamseln führte zu einem höheren Bruterfolg, da sehr früh in der Fort-

pflanzungsperiode begonnene Gelege einen höheren Bruterfolg als spätere Gelege hatten (Abb.17). Ein sehr hoher Bruterfolg bei frühen Bruten wurde auch an anderen Amselpopulationen beobachtet (Snow 1969, Saemann 1979).

2. Die Qualität der Territorien hatte einen entscheidenden Einfluß auf den Bruterfolg. Bei vielen Zugvögeln und bei Teilziehern wurde beobachtet, daß die frühankommenden oder überwinternden Individuen Territorien besserer Qualität besetzten als die später ankommenden Zugvögel (Bergman 1953; Wallgren 1956; van Haartman 1968; Brooke 1979).

Da die Gelegeverluste bei der Amsel meist durch Nesträuber verursacht waren, wird die Qualität eines Reviers in Bezug auf den Bruterfolg sicher vom Deckungsreichtum und guten Versteckmöglichkeiten für den Nistplatz bzw. von der Zahl der Nesträuber abhängen. Eine Korrelation zwischen Bruterfolg und Entfernung des Nestes von Wegen und Gebäuden konnte kürzlich bei Amseln in England gezeigt werden (Osborne & Osborne 1980) und wurde auch in meiner Population festgestellt. Der höhere Bruterfolg der Gelege von Brutpaaren, bei denen das ♂ Standvogel war, ging wenigstens zum Teil darauf zurück, daß mehr Standvogel ♂ als Zugvogel ♂ ihre Reviere in "bewohnten Flächen" besaßen. Möglicherweise sind STA durch ihre ganzjährige Anwesenheit besser an menschliche Siedlungen gewöhnt als ZA und erreichen durch die größere "Zahmheit" einen selektiven Vorteil in der Nistplatzwahl, der zu einem höheren Bruterfolg führt.

Größere Chancen zu brüten, früherer Brutbeginn, bessere Revierqualität und höherer Bruterfolg führen also zu einer wesentlich höheren Fortpflanzungsrate der STA gegenüber den ZA. Einen zusätzlich selektiven Vorteil könnte die geringere Mortalität früh im Jahr geschlüpfter Jungvögel bringen, wie bei der Kohlmeise (Perrins 1963), beim Trauerschnäpper (Lack 1966) und auch bei der Amsel (Havlin 1962) nachgewiesen werden konnte.

Wenn man annimmt, daß in Teilzieherpopulationen der relative Vorteil von Stand- und Zugverhalten nahezu gleich ist (Lack 1944; Österlöv 1966; Snow 1966), müssen die Nachteile der Zugvögel in der Reproduktionsrate durch eine geringere Mortalität ausgeglichen werden. Der Vergleich von Zugvogelanteilen bei verschiedenen

Populationen macht deutlich, daß in Gebieten mit strengen Winterbedingungen weniger Amseln überwintern (Lack 1944; Asmole 1962). Das bedeutet, daß die Mortalitätsrate auf dem Zug und im Winterquartier geringer ist als bei Überwinterung im Brutgebiet.

Eine weitgehende genetische Isolation zwischen ziehenden und seßhaften Individuen, die bei einer Eiderentenpopulation festgestellt wurde (Milne & Robertson 1965), konnte ich in meiner teilziehenden Amselpopulation nicht beobachten. Unter der Voraussetzung, daß Stand- und Zugverhalten der Amseln genetisch bedingt sind, könnte die hohe Rate an Mischpaaren (STA/ZA) und die altersabhängige Abnahme der Zugausprägung dazu beitragen, daß das Zugverhalten in der Population genetisch erhalten bleibt.

4.4. Hormonelle Unterschiede im Herbst

Gonadenhormone

Die Rolle von Sexualhormonen bei der Auslösung des Zugverhaltens ist umstritten. Beziehungen zwischen der hormonellen Aktivität der Gonaden und dem Zug wurden hauptsächlich für den Heimzug ins Brutgebiet diskutiert. Die Untersuchungen von Rowan (1925, 1946) führten zur Annahme eines ursächlichen Zusammenhangs zwischen Gonadenentwicklung und Steuerung des Zuges. Die während der Gonadenentwicklung vermehrte Ausschüttung von Sexualhormonen löst den Frühjahrszug aus, die Gonadenrückbildung im Sommer und Herbst steuert den Wegzug (Wagner 1961; Schildmacher 1963). Andererseits zeigten aber auch kastrierte Vögel im Frühjahr Zugunruhe, jedoch abhängig vom Zeitpunkt der Kastration. Kastration vor der Photostimulation der Hypothalamus-Hypophysen-Gonaden-Achse verhinderte Zugunruhe und Depotfettbildung bei *Zonotrichia leucophrys* im Frühjahr, Kastration zu einem späteren Zeitpunkt hatte keinen Einfluß (Weise 1967; Stetson & Mc Millan 1974). Daraus kann auf eine kausale Beteiligung der Gonadenhormone an jenen neuroendokrinen Prozessen geschlossen werden, die Voraussetzung für das Auftreten von Zugunruhe und Depotfettbildung im Frühjahr sind. Die Ergebnisse bisheriger Untersuchungen wurden insgesamt

mit einem modifizierenden aber nicht primär steuernden Einfluß von Sexualhormonen auf den Frühjahrszug interpretiert (Farner 1955; Berthold 1971, 1975).

Die hypothalamische und hormonelle Kontrolle der photoperiodischen Steuerung des Gonadenwachstums, der Depotfettbildung und der Zugunruhe wurde von Yokoyama (1976, 1977) bei *Zonotrichia leucophrys gambelii* untersucht. Mit Testosteronpropionat konnte Depotfettbildung, nicht aber Zugunruhe bei Vögeln induziert werden, deren Hypothalamus-Hypophyse-Gonaden-Achse durch Läsionen im Hypothalamus ausgeschaltet war. Es gibt keine Hinweise, daß Testosteron selbst die Nahrungsaufnahme oder die Lipogenese in der Leber stimuliert. Die Funktion des Testosterons liegt also nicht in einer direkten Stimulation der Depotfettbildung, sondern in einem indirekten Effekt auf die Adenohypophyse, der wahrscheinlich zur Bildung von Prolactin führt. Ein Einfluß von Testosteron auf den Prolactingehalt der Hypophyse konnte bei Vögeln gezeigt werden (Gourdji 1970), und mit Prolactin konnten sowohl Zugunruhe (Meier, Farner & King 1969) als auch Depotfettbildung hervorgerufen werden (Meier & Davis 1967; Jeronimon 1977, 1978; Ensor 1978; Chandola & Pavgi 1979).

Eine kausale Beziehung zwischen Sexualhormonen und der Auflösung des Herbstzuges wurde bisher nicht nachgewiesen. Die Beteiligung von Sexualhormonen wurde unter der Annahme einer geringen hormonellen Aktivität der Gonaden im Herbst ausgeschlossen, oder es wurde sogar eine hemmende Wirkung männlicher Sexualhormone auf die Zugbereitschaft angenommen (Bullough 1942; Lack 1944). Die vorliegende Untersuchung ergab im Herbst zumindest bei Jungvögeln erhöhte Plasmakonzentrationen von Testosteron, 5α -DHT und Östradiol-17 β der ziehenden gegenüber den im Brutgebiet überwinternden Amseln. Dies spricht gegen Hypothesen, die besagen, daß herbstliches Revier- und Sexualverhalten über eine erhöhte hormonelle Aktivität der Gonaden hemmend auf die Zugbereitschaft bei den ♂ und Altvögeln von Teilzugpopulationen wirken (Bullough 1942; Lack 1944; Wagner 1961). Dagegen sind die Ergebnisse mit der Hypothese vereinbar, daß zumindest bei erstmals ziehenden Jungvögeln Sexual-Steroide auch bei der Kontrolle des Wegzugs

im Spiele sind. Die Befunde sind im Einklang mit Ergebnissen von Wagner (1961), der fand, daß bei den verschiedensten Arten zu allen Jahreszeiten, außer in der Mauserperiode, mit Testosteron Zugunruhe ausgelöst werden kann, besonders zu den artspezifischen Zugzeiten. Zusätzlich konnte bei Staren ein Einfluß der Gonaden, bei kastrierten Staren ein Einfluß von exogenem Testosteron auf die Aktivitätsmenge und das Aktivitätsmuster nachgewiesen werden (Gwinner 1971, 1975). Das bei kastrierten Staren durch Testosteroninjektionen hervorgerufene "splitting" der circadianen lokomotorischen Aktivität ist dem Auftreten nächtlicher Zugunruhe bei Zugvögeln ähnlich.

Die erhöhten Spiegel von Testosteron, 5α -DHT und möglicherweise von Östradiol- 17β bei den ziehenden Amseln im Herbst könnten über den Mechanismus, der für den Frühjahrszug dargestellt wurde, zu den höheren Körpergewichten führen und an der Steuerung der Zugdisposition mitwirken. Es wären damit grundsätzlich bei einem wenig ausgeprägten Zugvogel wie der Amsel für die Kontrolle der Zugdisposition und Zugauslösung im Herbst dieselben hormonellen Steuermechanismen beteiligt, wie sie bei anderen Arten für den Frühjahrszug postuliert wurden.

Unter der Annahme, daß Steroide an der Auslösung des Zugverhaltens beteiligt sind, ergibt sich jedoch die Frage, warum dann aber im Frühjahr, wenn bei allen Vögeln die hormonelle Aktivität der Gonaden zunimmt, die Standvögel nicht ziehen. Es müßte angenommen werden, daß nur die Zugvögel, nicht aber die Standvögel entsprechende Steroidrezeptoren im Hypothalamus besitzen, über die das Zugverhalten ausgelöst wird. Andererseits könnten aber auch Unterschiede im Metabolismus des Testosterons in der Hypophyse und im Hypothalamus zur Hemmung oder Auslösung des Zugverhaltens führen. Ein Hinweis auf einen derartigen Mechanismus könnte sein, daß sich bei Staren die Stoffwechselwege von Testosteron in der Hypophyse und im Hypothalamus jahresperiodisch ändern. Diese Änderung könnte in Beziehung zum Zugverhalten stehen (Massa et al. 1977).

Verschiedene Beobachtungen sind mit der Hypothese vereinbar, daß zumindest bei einigen Arten die Gonaden auch bei der Steuerung des Herbstzuges eine Rolle spielen:

1. Vor dem Herbstzug zeigen auch ausgeprägte Zugvögel Gesang und Sexualverhalten, was auf eine hormonelle Aktivität der Gonaden schließen läßt (Übersicht: Roth 1976).
2. Der Herbstzug geht grundsätzlich langsamer vonstatten als der Frühjahrszug. Die im Vergleich zum Frühjahr nur schwache Erhöhung der Sexualhormone im Herbst könnte damit in Beziehung stehen.
3. Der Vogelzug ist in der Evolution mehrfach entstanden. Zumindest für einige Zugvögel kann angenommen werden, daß sie ursprünglich sowohl im "Brutgebiet" als auch im "Winterquartier" brüteten. Bei diesen Arten lag sowohl dem Herbst- wie dem Frühjahrszug eine sexuelle Motivation zugrunde (Wagner 1962).

Corticosteron

Die Ergebnisse histologischer Studien der Jahresperiodik der Nebennierenrinde von Vögeln (Burger 1938; Fromme-Bouman 1952; Lorenzen & Farner 1964; Moens & Coessens 1970; Silverin 1978) unterscheiden sich je nach Art der untersuchten Vögel. Dies ist wenigstens teilweise davon abhängig, ob es sich um Stand- oder Zugvögel handelt. Die hohen Corticosteronspiegel der Amseln während der Brutzeit und die niedrigen Werte im Frühjahr und Herbst stimmen mit histologischen Ergebnissen bei Standvögeln überein (Burger 1938; Moens & Coessens 1970; Silverin 1978). Péczely (1976) fand, daß die *in vitro* Produktion von Corticosteron durch die Nebennieren von Zugvögeln während der Zugzeit höher war als die von Nebennieren von Standvögeln zur selben Zeit. Nach diesen Ergebnissen sollte man bei den ziehenden Amseln eine höhere Corticosteronproduktion erwarten. Doch nur bei den juvenilen ♂ waren die Corticosteronwerte der ziehenden Individuen höher als die der überwinternden ♂, während bei den ziehenden juvenilen ♀ die Konzentration sogar niedriger lag als bei den sesshaften ♀. Jedoch war sie bei den juvenilen ♀ im Oktober viel höher als bei den adulten, von denen der größere Teil im Brutgebiet überwinterte. Dies spricht für die Annahme, daß Corticosteron nur während des aktuellen Zuges stark erhöht ist. Die

Untersuchungen an Populationen von *Zonotrichia leucophrys gambelii* zeigten, daß die Corticosteronspiegel bei adulten und juvenilen ♂ und ♀ während des Herbstzuges ansteigen, wobei die höchsten Werte bei Vögeln gemessen wurden, die eben erst im Überwinterungsgebiet angekommen waren (Wingfield & Farner 1978a; Wingfield, Smith & Farner 1980).

4.5. Ursachen des Teilzuges

Teilzug einer Population kann verschiedene Ursachen haben. Einerseits könnten Umweltfaktoren, wie Revierverhalten, Dominanz, Nahrungsmangel und Populationsdichte wesentliche Auslöser des Zugverhaltens sein (Kalela 1954; Gauthreaux 1978; Lack 1944). Andererseits könnte eine genetische Disposition zu Grunde liegen (Lack 1944, 1968): die Genkombination legt fest, ob ein Individuum im Herbst wegzieht oder im Brutgebiet überwintert. Dies muß nicht unbedingt eine Vererbung von Zug- bzw. Standverhalten bedeuten, sondern könnte auch durch die Erbllichkeit unterschiedlicher Schwellenwerte in der Reaktion auf die oben erwähnten Umweltfaktoren erfolgen (Harrison 1980). Bei der Amsel zeigten weniger Nachkommen von Standvögeln als Nachkommen von Zugvögeln (Tab. 5) unter Laborbedingungen im ersten Herbst Zugverhalten. Obwohl die Unterschiede nicht signifikant waren, bestand doch eine deutliche Tendenz, daß mehr Nachkommen von Zugvögeln als von Standvögeln Zugverhalten zeigten. Auch Ergebnisse an anderen Arten sprechen für eine genetische Kontrolle der Zugausprägung bei Teilziehern. So sind alle Mönchsgrasmücken *Sylvia atricapilla* der Populationen Nord- und Mitteleuropas Zugvögel, die südeuropäischen sind Teilzieher und die der Kanarischen und Capverdischen Inseln sind Standvögel. Der Prozentsatz an Vögeln der verschiedenen Populationen, die unter konstanten experimentellen Bedingungen Zugunruhe zeigten, spiegelt diese Verhältnisse wider (Berthold 1978). Die Kreuzung von deutschen und afrikanischen Vögeln, die zu 100% bzw. 23% Zugunruhe zeigten, ergab bei 56% der F_1 -Generation Zugunruhe (Berthold 1981). Berthold schließt daraus, daß die Genkombination das Verhalten im Herbst festlegt

und daß Teilzug durch einen genetischen Polymorphismus aufrecht-
 erhalten wird. Auch die Zucht teilziehender südwestdeutscher
 Rotkehlchen *Erithacus rubecula* weist auf eine Erbllichkeit von
 Stand- und Zugverhalten hin (Biebach unveröffentl.). Deshalb
 nehme ich an, daß die unterschiedliche Häufigkeit von Stand-
 bzw. Zugverhalten bei den Nachkommen von Stand- und Zugvogelpaa-
 ren auf eine genetische Komponente des Teilzugverhaltens bei der
 Amsel hindeutet, die wenigstens im ersten Lebensjahr der Vögel
 zum Ausdruck kommt. Die Befunde, daß das Zugverhalten zumindest
 beim männlichen Geschlecht mit steigendem Alter abnimmt, sind
 mit der genetischen Hypothese vereinbar, wenn man annimmt, daß
 im ersten Jahr nicht so viele Zuggene nötig sind, um Zugverhal-
 ten auszulösen wie in den folgenden Jahren. Die altersabhängige
 Abnahme der Zugbereitschaft und die Beobachtung von Jahr zu Jahr
 wechselnden Verhaltens könnten aber auch auf eine zusätzliche
 Beteiligung von Umweltfaktoren bei der Auslösung bzw. Hemmung
 des Zugverhaltens hinweisen. Beobachtungen in der Untersuchungs-
 population über die Rangordnung zwischen Alt- und Jungvögeln und
 zwischen den Geschlechtern außerhalb der Brutzeit ergaben Domi-
 nanz von Altvögeln über Jungvögel sowie von ♂ über ♀. Die Domi-
 nanz war im Herbst und im Winter besonders deutlich zu beobach-
 ten (Lundberg & Schwabl, in Vorb.). Inwieweit das herbstliche
 Rangordnungssystem jedoch ursächlich mit dem Teilzuggeschehen
 zusammenhängt, kann noch nicht entschieden werden.

Andererseits ergaben Beobachtungen im Herbst keine klaren
 Hinweise auf eine Rolle des Revierverhaltens. Wenn die territo-
 rialen Verhältnisse im Herbst über Wegzug oder Überwinterung im
 Brutgebiet entscheiden, sollte der Wettbewerb um Reviere zu die-
 ser Jahreszeit sehr intensiv sein, da damit auch über die Fort-
 pflanzungschancen im Frühjahr entschieden wird. Das herbstliche
 Revierverhalten ist jedoch im Vergleich zum Revierverhalten vor
 der Brutzeit bei der Amsel wenig ausgeprägt. Deshalb scheint mir
 unwahrscheinlich, daß Territorialität unmittelbar einen entschei-
 denden Einfluß auf die Auslösung des Zuges bei der Amsel hat.
 Herbstliches Revierverhalten beginnt bei der teilziehenden Spott-
 drossel *Mimus polyglottus* Anfang September und ist gekennzeichnet

durch heftige Revierkämpfe und durch den intensiven Gesang des ganzen Jahres. Vor dieser Zeit, während der Mauser, gelingt es einzelnen Jungvögeln, sich anzusiedeln. Besonders Jungvögel aus späten Gelegen können sich nicht ansiedeln und ziehen weg (Michener & Michener 1935). Aber hier scheint der Zug schon vor Auftreten der intensivsten Revierkämpfe einzusetzen, so daß ein ursächlicher Zusammenhang zwischen Revierverhalten und Zug ebenfalls nicht schlüssig ist. Ähnlich scheinen die Verhältnisse bei Rotkehlchen *Erithacus rubecula* zu liegen (Lack 1946). Kluijver (1951) sieht dagegen in der herbstlichen Aggressivität bei Kohlmeisen *Parus major* die Ursache für das Abwandern der Jungvögel. Besonders die Jungvögel der späten Jahresbruten, die mit dem Reviererwerb zuletzt beginnen, sind davon betroffen.

Hohe Populationsdichte als exogene Ursache der Zugauslösung wird besonders für Invasionsvögel diskutiert (z.B. Kalela 1954; Berndt & Heuß 1967; Cornwallis & Townsend 1968). Ein "dichteabhängiger Faktor" soll über das neuroendokrine System zur Auslösung des Zugverhaltens führen. Die vorliegende Untersuchung an der Amsel zeigt, daß bei juvenilen Zugvögeln vor dem Wegzug die Androgen- bzw. Östradiolspiegel am höchsten waren. Möglicherweise werden diese hohen Werte durch eine hohe Populationsdichte hervorgerufen. Im Zusammenhang mit der genetischen Hypothese könnte man annehmen, daß die Schwelle, bei der das neuroendokrine System auf die Populationsdichte anspricht, bei ZA niedriger lag als bei STA und über eine erhöhte Androgenausschüttung zu einer Auslösung des Wegzuges führte.

5. Zusammenfassung

Das Teilziehverhalten einer südwestdeutschen Population der Amsel wird beschrieben. Beziehungen zwischen dem Stand- bzw. Zugverhalten und der Gonadenentwicklung bzw. dem hormonellen Geschehen werden analysiert. Hierzu werden insbesondere die Situationen unmittelbar nach der Ankunft der Zugvögel im Brutgebiet und vor dem Wegzug der Zugvögel im Herbst betrachtet. Es wird dargestellt, auf welche Weise sich die Standvogel- und die Zugvogelstrategie auf den Fortpflanzungserfolg auswirken. Außerdem werden die unmittelbar an der Auslösung des Herbstzuges beteiligten Faktoren untersucht.

1. Unterschiede in der Zugbereitschaft zwischen den Geschlechtern wurden nicht festgestellt. Nur im männlichen Geschlecht war der Jungvogelanteil bei den Zugvögeln höher als bei den Standvögeln. Von Jahr zu Jahr wechselndes Verhalten eines Individuums wurde beobachtet.

2. Das Hodenwachstum ziehender junger ♂ war gegenüber dem sesshafter junger ♂ verzögert. In den Plasmakonzentrationen von LH, Testosteron, 5 α -DHT und Corticosteron unterschieden sich männliche Stand- und Zugvögel vor der Brutzeit nicht. Das verzögerte Hodenwachstum ziehender junger ♂ sowie die vor der Brutzeit gegenüber alten ♂ niedrigeren LH-Konzentrationen junger ♂ werden mit unterschiedlichen sozialen Situationen im Brutgebiet erklärt.

Bei den ♀ bestanden vor Beginn der Brutzeit weder zwischen Alt- und Jungvögeln noch zwischen Stand- und Zugamseln größere Unterschiede im Plasmagehalt von LH, Testosteron, 5 α -DHT, Östradiol-17 β und Corticosteron.

3. Im Herbst waren die Sexualhormonkonzentrationen bei ziehenden Jungvögeln höher als bei sesshaften Jungvögeln. Die mögliche Rolle von Geschlechtshormonen und von Corticosteron bei der Auslösung des Wegzuges erstmals ziehender Amseln wird diskutiert.

4. Durch größere Chancen Reviere zu besetzen und sich zu verpaaren, früheren Brutbeginn, bessere Qualität der Reviere und höheren Bruterfolg war die Reproduktionsrate von männlichen Standvögeln höher als die von männlichen Zugvögeln. Bei den ♀ waren

Stand- und Zugvögel annähernd zu gleichen Teilen in der Brutpopulation vertreten.

5. Mehr Nachkommen von Zugvögeln als von Standvögeln zeigten im Käfig Zugunruhe; jedoch waren die Anteile nicht signifikant verschieden. Die Beteiligung genetischer sowie exogener Faktoren in der Auslösung des Stand- bzw. Zugverhaltens in teilziehenden Populationen wird diskutiert.

6. LITERATURVERZEICHNIS

- Ashmole, M.J. 1962: Migration of European thrushes. *Ibis* 104: 314-346.
- Bergman, G. 1953: Über das Revierverhalten und die Balz des Buchfinken, *Fringilla coelebs* L.. *Acta Soc. Fauna Flora Fenn.* 69: 1-15.
- Berndt, R. & M. Henß 1967: Die Kohlmeise als Invasionsvogel. *Vogelwarte* 24: 17-39.
- Bernhardt, P. 1930: Erfahrungen und Beobachtungen bei Raubvogel-Beringungen. *Mitt. Verein. Sächs. Ornithologen* 3: 10-19.
- Berthold, P. 1969: Über Populationsunterschiede im Gonadenzyklus europäischer *Sturnus vulgaris*, *Fringilla coelebs*, *Erithacus rubecula* und *Phylloscopus collybita* und deren Ursachen. *Zool. Jb. Syst.* 96: 491-557.
- Berthold, P. 1971: Physiologie des Vogelzugs. In: *Grundriß der Vogelzugskunde* (E. Schüz ed.) Paul Parey, Berlin, Hamburg.
- Berthold, P. 1973: Migration: Control and metabolic physiology. In: *Avian Biology* (D.S. Farner and J.R. King eds.) Academic Press, New York and London, Vol. V: 77-128.
- Berthold, P. 1978: Die quantitative Erfassung der Zugunruhe bei Tagziehern: Eine Pilotstudie bei Ammern. *J. Ornith.* 119: 334-336.
- Berthold, P. & U. Querner 1981: Genetic basis of migratory behavior in European warblers. *Science* (in press).
- Biebach, H. 1977: Das Winterfett der Amsel (*Turdus merula*). *J. Orn.* 118: 117-133.
- Blanchard, B.D. 1941: The white-crowned sparrows (*Zonotrichia leucophrys*) of the Pacific Seaboard: Environment and annual cycle. *Univ. Californ. Publ. Zool.* 46: 1-178.
- Brackbill, H. 1956: Unstable migratory behavior in a mocking-bird. *Bird Banding* 27: 128.
- Brain, F. 1977: Hormones and aggression. *Ann. Res. Rev.* 1: 1-126.
- Bretscher, K. 1920: Der Vogelzug in Mitteleuropa Teil I, Innsbruck.
- Brooke, M. de L. 1979: Differences in the quality of territories held by wheatears (*Oenanthe oenanthe*). *J. Anim. Ecol.* 48: 21-32.
- Brown, I.L. 1969: Territorial behavior and population regulation in birds. *Wilson Bull.* 81: 293-329.

- Brown, N.L., J.-D. Baylé, C.G. Scanes & B.L. Follett 1975: Chicken gonadotropins: Their effects on the testes of immature and hypophysectomized Japanese quail. *Cell Tiss. Res.* 156: 499-520.
- Brown, N.L. & B.K. Follett 1977: Effects of androgen on the testes of intact and hypophysectomized Japanese quail. *Gen. Comp. Endocrinol.* 33: 267-277.
- Brunner, E. 1938: Vom Zug der schweizerischen Amseln. *Ornith. Beobachter* 35: 126-137.
- Bullough, W.S. 1942: The reproductive cycles of the British and Continental races of the starling. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond., B*, 231: 165-246.
- Burger, J.W. 1938: Cyclic changes in the thyroid and adrenal cortex of the male starling (*Sturnus vulgaris*) and their relation to the sexual cycle. *Amer. Natur.* 72: 562-570.
- Burger, J.W. 1953: The effect of photic and psychic stimuli on the reproductive cycle of the male starling, *Sturnus vulgaris*. *J. Exp. Zool.* 124: 227-239.
- Chandola, A. & S. Pavgi 1979: Prolactin-induced gain in body weight in relation to caloric intake and energy expenditure in Spotted Munia. *Hormones & Behavior* 12: 225.
- Cornwallis, R.K. & A.D. Townsend 1968: Waxwing in Britain and Europe during 1965/66. *Brit. Birds* 61: 97-118.
- Dittami, J.P. 1980: Seasonal changes in the behavior and plasma titers of various hormones in Barheaded Geese, *Anser indicus*. Dissertation der Fakultät für Biologie der Ludwig-Maximilian-Universität München.
- Dolnik, V.R. & T.J. Blyumenthal 1967: Autumnal premigratory and migratory periods in the chaffinch (*Fringilla coelebs coelebs*) and some other temperate-zone passerine birds. *Condor* 69: 435-468.
- Donham, R.S. 1979: Annual cycle of plasma luteinizing hormone and sex hormones in male and female mallards (*Anas platyrhynchos*). *Biol. of Reprod.* 21: 1273-1285.
- Donham, R.S., Ch. W. Dane & D.S. Farner 1976: Plasma luteinizing hormone and the development of ovarian follicles after loss of clutch in female mallards. *Gen. Comp. Endocrin.* 29: 152-155.
- Dorka, V. 1966: Das jahreszeitliche Zugmuster von Kurz- und Langstreckenziehern nach Beobachtungen auf den Alpenpässen Cou/Bretolet. *Ornithol. Beobachter* 63: 165-223.

- Drost, R. 1930: Vom Zug der Amsel. Vogelzug 1: 74-85.
- Drost, R. 1935: Über das Zahlverhältnis von Alter und Geschlecht auf dem Herbst- und Frühjahrszuge. Vogelzug 6: 177-182.
- Eaton, R.J. 1933: The migratory movement of certain colonies of Herring Gulls. Bird Banding 4: 165-176.
- Ensor, D. 1978: Comparative Endocrinology of Prolactin. Chapman and Hall, N.Y.
- Etches, R.J. & F.J. Cunningham 1977: The plasma concentrations of testosterone and LH during the ovulation cycle of the hen (*Gallus domesticus*). Acta Endocr. 84: 357-366.
- Farner, D.S. 1955: The annual stimulus for migration: Experimental and physiologic aspects. Rec. Stud. Avian Biology. Urbana: 198-237.
- Follett, B.K., C.G. Scanes & F.J. Cunningham 1972: A radioimmunoassay for avian luteinizing hormone. J. Endocrinol. 52: 359-378.
- Follett, B.K., P.W. Mattocks Jr. & D.S. Farner 1974: Circadian function in the photoperiodic induction of gonadotrophin in the white-crowned sparrow, *Zonotrichia leucophrys gambelii*. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 71: 1666-1669.
- Follett, B.K., D.T. Davies, R. Gibson, K.J. Hodges, N. Jenkins, S. L. Maung, Z.W. Maung, M.R. Redshaw & J.P. Sumpter 1978: Avian gonadotrophins - their purification and assay. Pavo 16: 34-55.
- Follett, B.K. & S.L. Maung 1978: Rate of testicular maturation in relation to gonadotrophin and testosterone levels in quail exposed to various artificial photoperiods and to natural day length. J. Endocrinol. 78: 267-280.
- Formanek, J. 1958: Zug der Amsel (*T. merula*) und der Singdrossel (*T. ericetorum*) aus der Tschechoslowakei. Sylvia 15: 23-41.
- Fromme-Bouman, H. 1962: Jahresperiodische Untersuchungen an der Nebennierenrinde der Amsel (*Turdus merula*). Vogelwarte 21: 188-198.
- Gauthreaux, S.A. 1978: The ecological significance of behavioral dominance. In: Perspectives in Ethology 3 (Bateson P.P.G. and P. Klopfer eds.) Plenum Publ. Corpor. 1978.
- Goldsmith, A. & D. Williams 1980: Incubation in mallards: changes in plasma levels of prolactin and LH. Journ. Endocr. 86: 371-379.
- Gourdji, D. 1970: Prolactine et relations photosexuelles chez les oiseaux. In: La photorégulation de la reproduction chez les oiseaux et les mammifères (J. Benoit, J. Assenmacher eds.):

- 233-255. Colloque International du C.N.R.S. No.172. Paris.
- Greenwood, P.J. & P.H. Harvey 1976: The adaptive significance of variation in breeding area fidelity of the blackbird (*Turdus merula*). *J. Anim. Ecol.* 45: 887-898.
- Gwinner, E. 1974: Testosterone induces "splitting" of circadian locomotor activity rhythms in birds. *Science* 185: 72-74.
- Gwinner, E. 1975: Effects of season and external testosterone on the freerunning circadian activity rhythm of European starling (*Sturnus vulgaris*). *J. Comp. Physiol.* 103: 315-328.
- Haartman, L. von, 1968: The evolution of resident versus migratory habit in birds. Some considerations. *Orn. Fenn.* 45.
- Harding, C.F. & B.K. Follett 1979: Hormone changes triggered by aggression in a natural population of blackbirds. *Science* 203: 918-920.
- Harrison, R.G. 1980: Dispersal polymorphism in insects. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 95-118.
- Havlin, J. 1962: Age structure and mortality rate in blackbird populations. *Zool. Listy*: 279-285.
- Hilden, O. & Linkola 1962: Suuri Lintukirja. Helsinki.
- Holmes, W.N. & J.G. Phillips 1976: The adrenal cortex of birds. In: General, comparative and clinical endocrinology of the adrenal cortex. (J. Chester-Jones and I.W. Henderson eds.) Vol. 1: 293-420. Academic Press, London, New York and San Francisco.
- Ieromnimon, V. 1977: Beobachtungen über die Wirkung von Hormonen auf das Zugverhalten bei Rotkehlchen. I. Die Wirkung von Prolactin (LtH = HPr) im Jahreszyklus. *Vogelwarte* 29: 126-134.
- Ieromnimon, V. 1978: Beobachtungen über die Wirkung von Hormonen auf das Zugverhalten bei Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*). II. Die Wirkung von Pharmaka. *Vogelwarte* 29: 221-230.
- Jackson, R.D. 1954: Territory and pair-formation in the blackbird. *Brit. Birds* 47: 123-131.
- Johnson, A.L. & A. Tienhoven 1980: Plasma concentrations of six steroids and LH during the ovulatory cycle of the hen (*Gallus domesticus*). *Biology of Reprod.* 23: 383-393.
- Kalela, O. 1954: Populationsökologische Gesichtspunkte zur Entstehung des Vogelzugs. *Ann. Zool. Soc. Vanamo* 16: 1-31.

- Kern, M.D. 1972: Seasonal changes in the reproductive system of the female white-crowned sparrow, *Zonotrichia leucophrys gambelii*, in captivity and in the field. *Z. Zellforsch.* 126: 297-319.
- Kessel, B. 1953: Distribution and migration of starlings. *Condor* 55: 49-67.
- Kluiyver, H.N. 1951: The population ecology of the great tit, *Parus major*. *Ardea* 39: 1-135.
- Kraus, W. 1961: Ringfunde süddeutscher Amseln. *Auspicium* 1.
- Krueger, C. 1940: Nordiske Solsorters (*Turdus m.m.*) forekomst og traek. *Dansk Orn. Foren. Tidsskr.* 34: 114-153.
- Lack, D. 1944: The problem of partial migration. *Brit. Birds* 37: 122-130, 143-150.
- Lack, D. 1946: The life of the robin. London.
- Lack, D. 1954: The natural regulation of animal numbers. Oxford Univ. Press, London.
- Lack, D. 1966: Population studies of birds. Clarendon Press, Oxford.
- Lack, D. 1968: Bird migration and natural selection. *Oikos* 19: 1-9.
- Lorenzen, L.C. & D.S. Farner 1964: An annual cycle in the internal tissue of the adrenal gland of the white-crowned sparrow, *Zonotrichia leucophrys gambelii*. *Gen. Comp. Endocrinol.* 4: 253-263.
- Lundberg, A. 1979: Residency, migration and a compromise: Adaptations to nest-site scarcity and food specialization in three Fennoscandian owl species. *Oecologia* 41: 473-281.
- Massa, R., L. Cresti & L. Martini 1977: Metabolism of testosterone in the anterior pituitary gland and the central nervous system of the European starling (*Sturnus vulgaris*). *J. Endocrinol.* 75: 347-354.
- Maung, Z.W. & B.K. Follett 1977: Effect of chicken and ovine luteinizing hormone on androgen release and cyclic AMP production by isolated cells from the quail testis. *Gen. Comp. Endocrinol.* 33: 242-253.
- Meier, A.H. & K.B. Davis 1967: Diurnal variations of the fattening response to prolactin in the white-throated sparrow, *Z.a.* *Gen. Comp. Endocrinol.* 8: 110-114.

- Meier, A.H., D.S. Farner & J.R. King 1969: A possible endocrine basis for migratory behavior in the white-crowned sparrow, *Zonotrichia leucophrys gambelii*. *Anim. Behav.* 13: 453-465.
- Michener, H. & J.R. Michener 1935: Mocking-birds (*Mimus polyglottus*), their territories and individualities. *Condor* 37: 97-140.
- Milne, H. & F.W. Robertson 1965: Polymorphisms in egg albumen protein and behavior in the Eider Duck. *Nature* 205: 367-369.
- Moens, C.L. & R. Coessens 1970: Seasonal variations in the adrenal cortex cells of the house sparrow, *Passer domesticus* (L.) with special reference to a possible zonation. *Gen. Comp. Endocrinol.* 15: 95-100.
- Morley, A. 1937: Some activities of resident blackbirds in winter. *Brit. Birds* 31: 34-41.
- Moss, R., H. Kolb, M. Marquiss, A. Watson, B. Treca, D. Watt & W. Glennie 1979: Aggressiveness and dominance in captive Cock Red Grouse. *Aggress. Behav.* 5: 59-84.
- Mulsow, R. 1977: Zum Zugverhalten der Amsel (*Turdus merula* L.) in Norddeutschland. *Hamb. Avifaun. Beitr.* 15: 97-102.
- Newton, J. 1968: The temperatures, weights, and body composition of molting bullfinches. *Condor* 70: 323-332.
- Nice, M. 1937: Studies in the life history of the song sparrow. *Trans. Linn. Soc. New York*, 4: 61-247.
- Osborne, P. & L. Osborne 1980: The contribution of nest-site characteristics to breeding success among blackbirds (*Turdus merula*). *Ibis* 122: 512-517.
- Österlöf, S. 1966: The migration of the goldcrest (*Regulus regulus*). *Vår Fågelv.* 25: 49-56.
- Péczeley, P. 1976: Etude circannuelle de la fonction corticosurrénalienne chez les espèces de passereaux migrants et non migrants. *Gen. Comp. Endocrin.* 30: 1-11.
- Perdeck, A.C. 1977: The analysis of ringing data: pitfalls and prospects. *Vogelwarte* 29 Sonderheft: 33-44.
- Perrins, C.M. 1963: Survival in the great tit, *Parus major*. *Proc. XIII. Internat. Ornith. Congr.*, 717-728.
- Perrins, C.M. 1966: Survival of young Marx shearwaters (*Puffinus puffinus*) in relation to their presumed date of hatching. *Ib's* 108: 132-135.

- Polikarpova, E. 1940: Influence of external factors upon the development of the sexual gland of the sparrow. C.R.Acad.Sci. URSS 26: 91-95.
- Purvis, K. & V. Hansson 1978: Hormonal regulation of Leydic cell function. Mol. Cell. Endocrinol. 12: 123-138.
- Ribaut, J. 1964: Dynamique d'une population de Merles Noir (*Turdus merula* L.). Revue Suisse Zool. 71: 815-902.
- Richter, A. 1972: Zum Umfang der Jugendmauser am Flügel der Amsel (*Turdus merula*). Orn. Beobachter 69: 1-16.
- Roth, K. 1976: Herbstliche Fortpflanzungsaktivität bei Vögeln. Physiologische Kontrolle und biologische Bedeutung. Zulassungsarbeit zur wissenschaftlichen Prüfung für das Lehramt an Gymnasien, Tübingen.
- Rowan, W. 1925: Relation of light to bird migration and developmental changes. Nature 115: 494-495.
- Rowan, W. 1946: Experiments in bird migration. Trans. Roy. Soc. Con., Sect. 5, 3: 123-135.
- Sachs, L. 1978: Angewandte Statistik. Statistische Methoden und ihre Anwendungen. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- Saemann, D. 1979: Ein Beitrag zur Brutphänologie der Amsel, *Turdus merula*, in der Großstadt. Actitis 19: 2-14.
- Schäfer, E. & R.M. de Schaunsee 1939: Zoological results of the second Dolan expedition to Western China and Eastern Tibet, 1934-1936. Pt. II, Birds Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 90: 185.
- Schildmacher, H. 1963: Neuere Gesichtspunkte zur Physiologie des Vogelzuges. Beitr. Vogelkunde 9: 87-97.
- Searcy, W.A. & J.C. Wingfield 1980: The effect of androgen and anti-androgen on dominance and aggressiveness in male red-winged blackbirds. Hormone Behav. 14: 126-135.
- Silverin, B. 1978: Circannual rhythms in gonads and endocrine organs of the great tit (*Parus major*) in South-West Sweden. Ornis Scand. 9: 207-213.
- Snow, D.W. 1956: Territory in the blackbird, *Turdus merula*. Ibis 98: 438-47.
- Snow, D.W. 1958: A study of blackbirds. London.

- Snow, D.W. 1966: The migration and dispersal of British black-birds. *Bird Study* 13: 237-255.
- Snow, D.W. 1969: An analysis of breeding success in the black-bird, *Turdus merula*. *Ardea* 57: 163-171.
- Stetson, M.H. & J.P. McMillan 1974: Some neuroendocrine and endocrine correlates in the timing of bird migration. In: *Chronobiology* (L.E. Scheving, F. Halberg and J.E. Pauly eds.) 630-635. Tokyo: Igaku Shoin Ltd.
- Svensson, L. 1975: Identification guide to European passerines. Stockholm.
- Schüz, E. & W. Meise 1968: Zum Begriff des Teilziehers. *Vogelwarte* 24: 213-217.
- Temple, S.A. 1974: Plasma testosterone titers during the annual reproductive cycle of starlings (*Sturnus vulgaris*). *Gen. Comp. Endocrinol.* 22: 470-479.
- Wagner, H.O. 1961: Beziehungen zwischen dem Keimdrüsenhormon Testosteron und dem Verhalten von Vögeln in Zugstimmung. *Z. Tierpsych.* 18: 302-319.
- Wallgren, H. 1956: Zur Biologie der Goldammer, *Emberiza citrinella* L.. *Acta Soc. Fauna Flora Fenn.* 71: 1-44.
- Weise, C.M. 1967: Castration and spring migration in the white-throated sparrow. *Condor* 69: 49-68.
- Wingfield, J.C. 1980: Fine temporal adjustment of reproductive functions. In: *Avian Endocrinology* (A. Eppler & M.H. Stetson eds.). Acad. Press, London, New York and San Francisco (in press).
- Wingfield, J.C. & D.S. Farner 1975: The determination of five steroids in avian plasma by radioimmunoassay and competitive protein-binding. *Steroids* 26: 311-327.
- Wingfield, J.C. & D.S. Farner 1978a: The annual cycle of plasma irLH and steroid hormones in feral populations of the white-crowned sparrow, *Zonotrichia leucophrys gambelii*. *Biol. Reprod.* 19(5): 1046.
- Wingfield, J.C. & D.S. Farner 1978b: The endocrinology of a natural breeding population of the white-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys pugetensis*). *Physiol. Zool.* 51: 188-205.
- Wingfield, J.C. & D.S. Farner 1980: Control of seasonal reproduction in temperate-zone birds. *Prog. Reprod. Biol.* 5: 62-101.

- Wingfield, J.C., J.P. Smith & D.S. Farner 1980: Changes in plasma levels of luteinizing hormone, steroid and thyroid hormones during the post-fledging development of white-crowned sparrows (*Zonotrichia leucophrys*). *Gen. Comp. Endocrinol.* 41: 372-377.
- Wolfson, A. 1942: Regulation of spring migration in Juncos. *Condor* 44: 237-263.
- Wynne-Edwards, V.C. 1962: Animal dispersion in relation to social behavior. Hafner Publ. Co., New York.
- Yokoyama, K. 1976: Hypothalamic and hormonal control of the photo periodically induced vernal functions in the white-crowned sparrow, *Zonotrichia leucophrys gambelii*. 1. The effects of hypothalamic lesions and exogenous hormones. *Cell and Tissue Research* 174: 391-416.
- Yokoyama, K. 1977: Hypothalamic and hormonal control of the photo periodically induced vernal functions in the white-crowned sparrow, *Zonotrichia leucophrys gambelii*. 2. The effect of hypothalamic implantation of testosterone propionate. *Cell and Tissue Research* 176: 91-108.
- Yu, J.Y.-L. & R.R. Marquardt 1973a: Effects of estradiol and testosterone on the immature female chicken, *Gallus domesticus* I. Quantitative changes in nucleic acids, proteins and lipids in the liver. *Comp. Biochem. Physiol.* 46B: 749-757.
- Yu, J.Y.-L. & R.R. Marquardt 1973b: Interaction of estradiol and testosterone in the regulation of growth and development of the chicken, *Gallus domesticus*, oviduct. *Comp. Biochem. Physiol.* 44B: 769-777.
- Yu, J.Y.-L. & R.R. Marquardt 1973c: Synergism of testosterone and estradiol in the development and function of the magnum from the immature chicken oviduct. *Endocrinology* 92: 563-572.

DANKSAGUNG

Den Herren Prof. Dr. E. Gwinner und Dr. H. Biebach danke ich für die Anregung zu dieser Untersuchung und das rege Interesse an ihrem Fortgang. Prof. Dr. Jürgen Aschoff stellte großzügig finanzielle Mittel zur Verfügung. Prof. Dr. D.S. Farner und Dr. J.C. Wingfield waren bei den Hormonanalysen behilflich. Ihnen allen sowie den Mitarbeitern der Vogelwarte Radolfzell und Abt. Aschoff, besonders meiner Frau Ingrid, gilt mein besonderer Dank.

L E B E N S L A U F

Name: Hubertus Georg Schwabl

Geboren: 17. März 1951 in Bad Reichenhall

Eltern: Josef Schwabl und Barbara Schwabl, geb. Schätz

Familienstand: verheiratet seit 11. April 1981 mit Ingrid
Schwabl, geb. Benzinger

Ausbildung:

1957 - 1961 Volksschule Redenfelden

1961 - 1970 Finsterwaldergymnasium Rosenheim

1970 Abitur

1972 - 1979 Studium der Biologie an der Ludwig-Maximilians-
universität München

1975 Diplomvorprüfung in den Fächern: Zoologie,
Botanik, Genetik, anorg. Chemie

1979 Diplomhauptprüfung in den Fächern: Zoologie,
Botanik, Biochemie

Diplomarbeit am Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiolo-
gie / Vogelwarte Radolfzell, bei Prof. Dr. E. Gwinner.

Seit 1979 Dissertation am Max-Planck-Institut für Verhal-
tensphysiologie / Vogelwarte Radolfzell .

LEBENSLEISTEN

geb. 18. April 1901 in Berlin
 gestorben 12. April 1980 in Berlin
 Vater: Hans Heinrich von Helldorf, Mutter: Marie
 Friederike Helldorf geb. v. Helldorf, geb. 1865
 in Berlin, geb. Helldorf

Lebenslauf

- 1920 - 1921 Volkshochschule Berlin
- 1921 - 1922 Volkshochschule Berlin
- 1922 - 1923 Berlin
- 1923 - 1924 Berlin
- 1924 - 1925 Berlin
- 1925 - 1926 Berlin
- 1926 - 1927 Berlin
- 1927 - 1928 Berlin
- 1928 - 1929 Berlin
- 1929 - 1930 Berlin
- 1930 - 1931 Berlin
- 1931 - 1932 Berlin
- 1932 - 1933 Berlin
- 1933 - 1934 Berlin
- 1934 - 1935 Berlin
- 1935 - 1936 Berlin
- 1936 - 1937 Berlin
- 1937 - 1938 Berlin
- 1938 - 1939 Berlin
- 1939 - 1940 Berlin
- 1940 - 1941 Berlin
- 1941 - 1942 Berlin
- 1942 - 1943 Berlin
- 1943 - 1944 Berlin
- 1944 - 1945 Berlin
- 1945 - 1946 Berlin
- 1946 - 1947 Berlin
- 1947 - 1948 Berlin
- 1948 - 1949 Berlin
- 1949 - 1950 Berlin
- 1950 - 1951 Berlin
- 1951 - 1952 Berlin
- 1952 - 1953 Berlin
- 1953 - 1954 Berlin
- 1954 - 1955 Berlin
- 1955 - 1956 Berlin
- 1956 - 1957 Berlin
- 1957 - 1958 Berlin
- 1958 - 1959 Berlin
- 1959 - 1960 Berlin
- 1960 - 1961 Berlin
- 1961 - 1962 Berlin
- 1962 - 1963 Berlin
- 1963 - 1964 Berlin
- 1964 - 1965 Berlin
- 1965 - 1966 Berlin
- 1966 - 1967 Berlin
- 1967 - 1968 Berlin
- 1968 - 1969 Berlin
- 1969 - 1970 Berlin
- 1970 - 1971 Berlin
- 1971 - 1972 Berlin
- 1972 - 1973 Berlin
- 1973 - 1974 Berlin
- 1974 - 1975 Berlin
- 1975 - 1976 Berlin
- 1976 - 1977 Berlin
- 1977 - 1978 Berlin
- 1978 - 1979 Berlin
- 1979 - 1980 Berlin

Wohnort: Berlin, Charlottenburg, Am Kleinen Kanal 1, 10557 Berlin

Seit 1975 Mitglied des Berliner Musikvereins, seit 1975 Mitglied des Berliner Musikvereins

